ISSN 0181-0642

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

sciences de la terre

paléontologie

géologie

minéralogie

4e SÉRIE T. 16 1994, N° 1

Janvier Mars 1994

ÉDITIONS SCIENTIFIQUES DU MUSÉUM, PARIS

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris

Section C : SCIENCES DE LA TERRE

Directeur : L. Ginsburg.
Rédacteur : P. Dupérier.
Comité de rédaction : H. Lelièvre, E. L. Perseil, F. Poplin, J. M. Rouchy, S. Sen (Univ. PARIS VI), P. Tassy.
Comité scientifique : C. Babin (Lyon), Chang Mee Man (Pékin, Chine), J. Dercourt (Paris), C. Devillers (Paris), M. Durang-Delga (Toulouse), J. H. Franzen (Frankfurt-am-main, Allemagne), Z. Kielan-Jaworowska (Oslo, Danemark), J. P. Laveine (Lille), M. Novacek (New York, USA), G. Nelson (New York, USA), C. Patterson (Londres, Angleterre), J. L. Sanz (Madrid, Espagne), H. P. Schultz (Lawrence, USA), P. Taquet (Paris).

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 40-79-36-41.

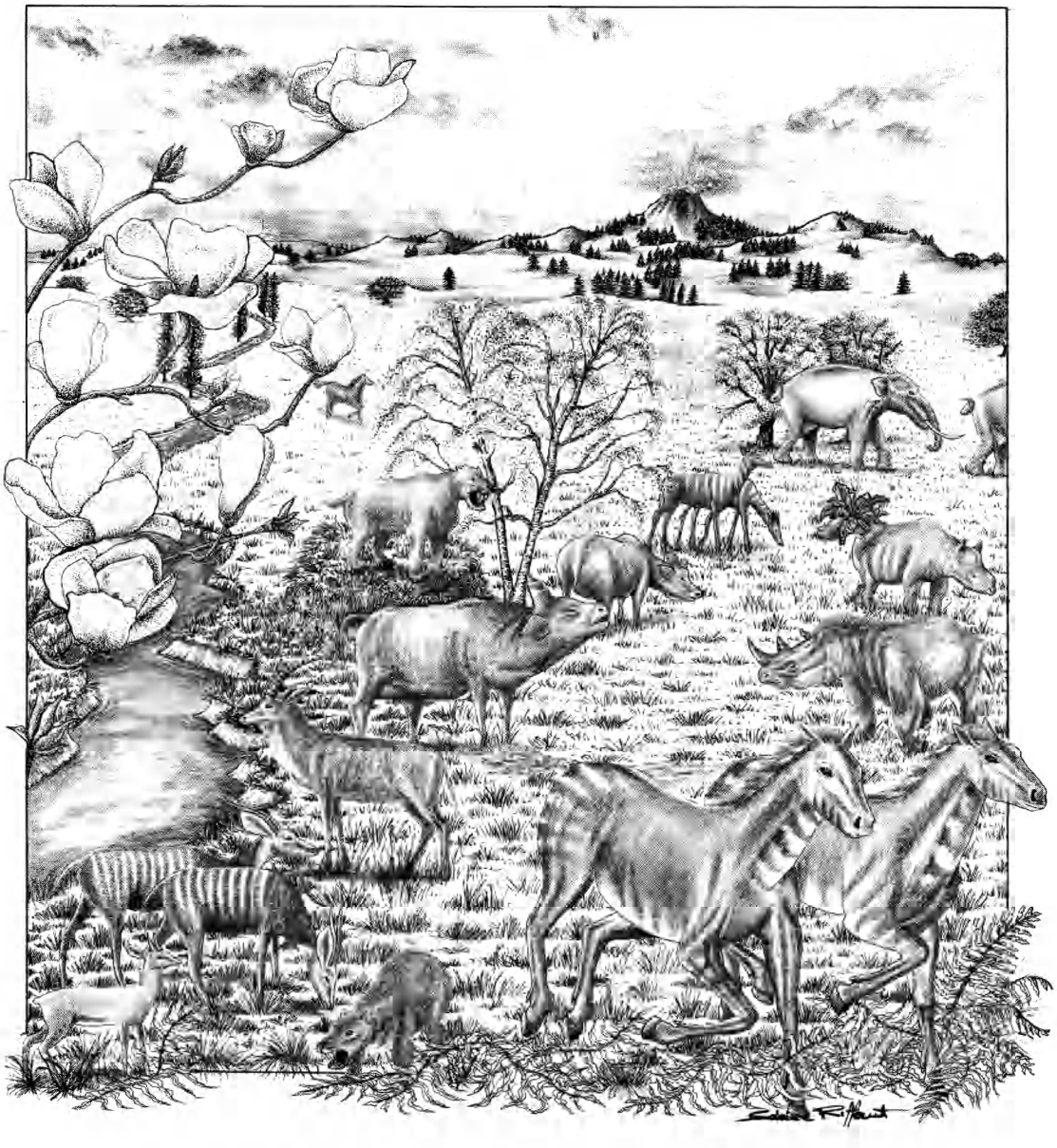
pour les **abonnements et achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 40-79-37-01. C.C.P. Paris 9062-62.

pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 40-79-34-38.

Abonnements pour l'année 1994 (Prix h.t.)

Abonnement général : 1800 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 800 F.
Section B : Botanique, *Adansonia* : 600 F.
Section C : Science de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 600 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1405 AD



Reconstitution de la faune et de l'environnement de Kemiklitepe, Turquie.

Dessin de Sabine RIFFAUT.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

4e sér., **16**, 1994, section C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Minéralogie, Géologie), n° 1

SOMMAIRE — *CONTENTS*

S. SEN (Coordinateur). — Avant-propos 3

S. SEN, L. DE BONIS, N. DALFES, D. GERAADS et G. KOUFOS. — Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie : 1. Stratigraphie et magnétostratigraphie 5

The late Miocene mammal localities of Kemiklitepe, Turkey : 1. Stratigraphy and magnetostratigraphy.

L. DE BONIS. — Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie : 2. Carnivores 19

The late Miocene mammal localities of Kemiklitepe, Turkey : 2. Carnivores.

G. D. KOUFOS and D. S. KOSTOPOULOS. — The late Miocene mammal localities of Kemiklitepe, Turkey : 3. Equidae 41

Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie : 3 . Equidae.

D. GERAADS. — Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie : 4. Rhinocerotidae 81

The late Miocene mammal localities of Kemiklitepe, Turkey : 4. Rhinocerotidae.

S. SEN. — Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie : 5. Rongeurs, Tubulidentés et Chalicothères 97

The late Miocene mammal localities of Kemiklitepe, Turkey : 5. Rodents, Orycteropids and Chalicothers.

M. BAUDRY. — Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie : 6 . Hyracoidea 113

The late Miocene mammal localities of Kemiklitepe, Turkey : 6. Hyracoidea.

P. TASSY. — Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie : 7. Proboscidea (Mammalia) 143

The late Miocene mammal localities of Kemiklitepe, Turkey : 7. Proboscidea (Mammalia).

D. GERAADS. — Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie : 8. Giraffidae 159

The late Miocene mammal localities of Kemiklitepe, Turkey : 8. Giraffidae.

G. BOUVRAIN. — Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie : 9. Bovidae 175

The late Miocene mammal localities of Kemiklitepe, Turkey : 9. Bovidae.

H. BOCHERENS, M. FIZET, A. MARIOTTI, G. BELLON et J. P. BOREL. — Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie : 10. Biogéochimie isotopique 211

The late Miocene mammal localities of Kemiklitepe, Turkey : 10. Isotopic biogeochimy.

L. DE BONIS, G. BOUVRAIN, D. GERAADS, G. D. KOUFOS, S. SEN et P. TASSY. — Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie : 11. Biochronologie, paléoécologie et relations paléobiogéographiques 225

The late Miocene mammal localities of Kemiklitepe, Turkey : 11. Biochronology, paleocology and paleobiogeography

AVANT PROPOS

par Sevket SEN
(Coordinateur)

KEMIKLITEPE qui signifie en Turc "Colline aux ossements" mérite bien son nom : sur presque un kilomètre carré, partout où le niveau fossilifère affleure, le sol est jonché d'os. En août 1989, losque mes collègues et moi-même avons mis le pied sur ce site, ce fut l'émerveillement. Une telle richesse, de l'expérience de paléontologue, ne se voit qu'exceptionnellement. Nous avons été conscients de notre chance et avons décidé de l'exploiter au mieux, aussi bien sur le terrain qu'en laboratoire.

Le site de Kemiklitepe se trouve en Anatolie occidentale, à une vingtaine de kilomètres au sud-ouest de la ville d'Usak. Il a été signalé pour la première fois par le Professeur Ismail YALÇINLAR en 1946. Depuis lors divers auteurs (OZANSOY, SICKENBERG et ses collègues, plus récemment TUNA) l'ont visité et ont publié des listes fauniques préliminaires. Cependant, le matériel récolté par ces chercheurs n'avait pas été décrit et personne ne savait où il se trouvait. Une fouille plus complète de ce site et une étude des fossiles recueillis s'imposaient donc.

La Turquie est un pays particulièrement riche en gisements de mammifères fossiles. On en dénombre plusieurs centaines, s'étageant de l'Éocène au Pléistocène, mais la plupart ne sont connus que par un nom et par une liste faunique préliminaire. Ainsi dans l'ensemble, les faunes cénozoïques de Turquie ont été encore fort peu étudiées. Dans ce contexte, ce travail sur les gisements et les faunes de mammifères de Kemiklitepe vient contribuer à enrichir nos connaissances.

A Kemiklitepe, les restes de mammifères ont été trouvés dans deux niveaux stratigraphiques distants verticalement de 15 m. Le niveau inférieur n'a été fouillé que dans un seul gisement, nommé KTD, et a livré les restes de 16 espèces de mammifères. Le niveau supérieur présente une très large extension. Il a été fouillé dans trois localités séparées d'une centaine de mètres, nommées KTA, KTB et KTC, cette dernière n'ayant fait l'objet que de récoltes de surface. De ce niveau ont été extraits les restes de 21 espèces. L'ensemble du matériel représente un millier de spécimens qui seront déposés à l'Institut de Paléontologie du Muséum.

Cet ouvrage est le résultat d'une coopération intense et d'un effort collectif. La coopération d'abord, entre les chercheurs français, turcs et grecs qui, sur le terrain comme en laboratoire, ont su partager leur passion. Puis l'effort de tous a été nécessaire pour mener à bien les recherches sur le terrain, préparer les fossiles, les étudier, chacun communiquant aux autres ses propres résultats, même préliminaires, et enfin produire les manuscrits, il y en a onze, dans les délais convenus. Il s'agit d'une étude pluridisciplinaire : l'examen détaillé des faunes a été complété par la géologie et la stratigraphie des dépôts sédimentaires, la magnétostratigraphie de la section et la biogéochimie des os et des sédiments. A cela s'ajoute l'analyse de la diversité spécifique et des relations paléobiogéographiques.

Tous les groupes de mammifères trouvés à Kemiklitepe ont été étudiés ; l'ensemble du travail permet de se faire une idée précise du paléoenvironnement (climat, milieu naturel, biotopes) régnant en Turquie à la fin du Miocène, ainsi que des échanges fauniques entre cette région et le reste du domaine méditerranéen.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994,
section C, n° 1 : 5-17.

Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie : 1. Stratigraphie et magnétostratigraphie

par Sevket SEN, Louis DE BONIS, Nüzhet DALFES,
Denis GERAADS et George KOUFOS

Résumé. — La présence de mammifères miocènes à Kemiklitepe est connue depuis YALÇINLAR (1946), mais aucune étude détaillée de la faune n'a été publiée jusqu'à présent. Les dépôts fossilifères appartiennent à la formation fluvio-lacustre d'Ahmetler. A Kemiklitepe, deux niveaux distincts, distants verticalement de 15 m, ont livré d'abondants restes de mammifères turoliens. L'étude magnétostratigraphique d'une coupe de 25 m d'épaisseur met en évidence une succession de cinq zones de polarité dominées par des polarités normales. La grande fréquence des inversions durant le Turolien ne permet pas d'envisager une corrélation directe de ces magnétozones. Deux hypothèses de corrélation ont été envisagées : la première, fondée sur les ressemblances de cette succession avec l'échelle géomagnétique, suggère des âges entre 6,4 et 7,2, attribuant ainsi les deux niveaux fossilifères au Turolien moyen ; la seconde hypothèse propose une corrélation avec un intervalle plus large, supposant des lacunes de sédimentation dans cette coupe, ce qui ne permet de corréler avec précision aucune des zones de polarité de Kemiklitepe avec les épisodes de l'échelle géomagnétique. Quelque soit l'intervalle de corrélation retenu, on obtient un faible taux de sédimentation, 3 cm/ka ou moins, ce qui est inhabituel pour des formations fluviatiles.

Abstract. — YALÇINLAR (1946) has first mentioned the occurrence of the late Miocene mammals at Kemiklitepe, but detailed studies of the fauna were never been published. The bone beds are included in the fluvio-lacustrine formation of Ahmetler. At the locality of Kemiklitepe, two distinct horizons, one 15 m above the other, yielded rich Turolian faunas. Magnetostratigraphic study of a 25 m thick section allowed to identify five polarity zones, mainly normal. The pattern of this succession is not obviously similar to that of the magnetic polarity time scale which displays during the Turolian a high frequency of polarity reversals. Therefore two hypothese are possible : the first one, based on pattern similarities between the polarity time scale and the Kemiklitepe magnetozones, suggests an age spanning from 6.4 to 7.2 Ma for this section, including thus both mammalian horizons in the middle Turolian ; the second envisages large sedimentary gaps, and correlates roughly these magnetozones with a larger interval of the polarity time scale, in agreement with the mammalian ages (MN11 and MN12) of the fossiliferous horizons. Whatever the interval of tentative correlation, it implies low sedimentation rates, about 3 cm/ka, or less, which is unusual for fluviatile deposits.

S. SEN, *URA 1433 du CNRS, Univ. P. et M. Curie, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie Humaine, 75252 Paris cedex 05, France.*

N. DALFES, *I.T.Ü. Maden Fakültesi, 80626 Ayazaga, Istanbul, Turquie.*

L. DE BONIS, *Univ. de Poitiers, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie Humaine, 86022 Poitiers cedex, France.*

D. GERAADS, *URA 49 du CNRS, Musée de l'Homme et Univ. P. et M. Curie, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie Humaine, 75252 Paris cedex 05, France.*

G. KOUFOS, *Univ. of Thessaloniki, Dept. of Geology and Physical Geography, 54006 Thessaloniki, Grèce.*

INTRODUCTION

Le site de Kemiklitepe (Colline aux ossements) se situe en Anatolie occidentale dans le département d'Usak, à mi-chemin entre Esme et Ulubey, à environ 1,5 km au sud du village de Karacaahmet. Sur les cartes topographiques à 1/25 000e de Turquie, la feuille concernée est numérotée L22 a2, avec les coordonnées 38° 20' N et 30° 35' E. Il s'agit d'un ensemble de petites collines émoussées, formées par l'entaille du plateau environnant par le réseau hydrographique du ruisseau de Balçiklidere.

La présence de Mammifères miocènes à Kemiklitepe a été signalée pour la première fois par YALÇINLAR (1946) qui, lors d'une excursion géologique dans ce secteur, a découvert de nombreux points fossilifères. Les ossements récoltés en surface lui ont permis d'identifier 17 espèces de grands mammifères, toutes localités confondues. Plus tard, la région a été visitée par des paléontologues turcs et allemands ; ils ont récolté d'autres spécimens en surface ou à l'aide de fouilles sommaires et publié de nouvelles listes fauniques, complétant ou amendant celle de YALÇINLAR (OZANSOY, 1961, 1969 ; SICKENBERG *et al.*, 1975 ; ERCAN *et al.*, 1978). Dans ces publications, on ne trouve que des listes fauniques préliminaires, établies à des fins biochronologiques et pour des comparaisons avec des faunes "pontiennes" ou "pikermiennes" d'Europe et d'Asie occidentale. TUNA (1980, 1985) a présenté une brève étude des hipparions de Kemiklitepe et figuré des restes dentaires de deux espèces. L'étude géologique détaillée de la région a été effectuée par ERCAN *et al.* (1978) ; dans cette note, ils mentionnent la présence d'ossements fossiles dans trois localités : Akçaköy, Fakilli et Balçiklidere (= ?Kemiklitepe). Ces auteurs ont figuré une dizaine de fragments d'os et de dents, sans toutefois préciser leur provenance.

Comme nous allons le voir au chapitre suivant, dans le secteur de Kemiklitepe les mammifères miocènes ne proviennent pas d'un seul niveau fossilifère. OZANSOY (1969 : 130) a observé "deux couches principales" contenant des restes de mammifères, l'une inférieure pauvre en fossiles, l'autre supérieure plus riche. Cependant, cet auteur n'a donné qu'une seule liste faunique.

Lors de nos recherches, nous avons repéré trois niveaux stratigraphiques distincts avec des restes de mammifères. Il paraît évident que les listes fauniques préliminaires publiées par divers auteurs sont en fait composites et ne peuvent être retenues comme représentant une seule faune. Cependant, c'est le niveau fossilifère supérieur qui est de loin le plus riche. Sur le terrain, sur environ un kilomètre carré, il suffit de se baisser pour ramasser des os dégagés par l'érosion des poches fossilifères du niveau supérieur. C'est pourquoi, on pourrait raisonnablement penser que la majorité des spécimens déterminés par ces auteurs proviennent de ce niveau.

YALÇINLAR (1946) a dénommé cette faune composite "la faune de Balçiklidere" du nom du ruisseau qui traverse le secteur fossilifère. Cette appellation ne paraît pas appropriée car ce ruisseau recoupe également d'autres collines qui livrent elles aussi des mammifères miocènes. En revanche, les villageois désignent le secteur fossilifère sous le nom de Kemiklitepe, nom également retenu par OZANSOY et plus tard par les autres paléontologues.

Le travail de terrain à Kemiklitepe a été financé par les crédits du CNRS-URA 1433, du DAGIC (M.E.N), du Collège de France (Chaire de Paléoanthropologie et Préhistoire, dirigée par le Prof. Y. COPPENS) et de l'Université de Thessaloniki. Le Prof. N. DALFES nous a procuré des

autorisations de terrain. Les fouilles ont été effectuées durant l'été 1989 et 1990, avec la participation de H. BOCHERENS, L. DE BONIS, N. DALFES, D. GERAADS, B. GÜZELDOGU, J. J. JAEGER, G. KOUFOS, J. M. MAZIN et S. SEN. Hans DE BRUIJN, de Rijksuniversiteit Utrecht, a eu l'amabilité et a assumé la responsabilité de transporter le matériel récolté en 1990, avec sa camionnette, d'Ankara à Utrecht. Une partie du matériel fossile a été préparée par M. MOUCHELIN à l'Université de Poitiers. Les rapporteurs de cette note sont N. D. OPDYKE (Gainesville) et E. MOISSENET (Paris).

GÉOLOGIE ET STRATIGRAPHIE

La géologie de la région a été étudiée par ERCAN *et al.* (1978). La figure 1 présente la carte géologique levée par ces auteurs. Ils distinguent dans le bassin d'Usak, neuf formations (sédimentaires ou volcaniques) d'âge miocène. Les gisements de Kemiklitepe sont inclus dans le membre de Balçiklidere de la formation d'Ahmetler. D'après ces auteurs, le membre basal de cette formation (membre de Merdivenlikuyu) est constitué des dépôts de pente issus de l'érosion des massifs avoisinants ; mal stratifié, son épaisseur ne dépasse pas 50-60 m.

Le membre de Balçiklidere recouvre sans discordance le précédent ; il est constitué des dépôts fluviatiles avec un cortège varié de sédiments allant des conglomérats à des calcaires, avec cependant une prédominance des marnes et marnes sableuses, à stratification horizontale. Leurs couleurs varient du beige à l'ocre clair. Par endroit, on observe des stratifications entrecroisées, des laminites, des fentes de dessiccation et des surfaces d'érosion. L'épaisseur maximum n'atteint pas 200 m. ERCAN *et al.* notent qu'ils ont trouvé des vertébrés fossiles dans les environs du ruisseau de Balçiklidere (Kemiklitepe ?) et des villages d'Akçaköy et de Fakilli.

Le membre de Gedikler complète cette formation par une alternance de silts, d'argiles et de tuffites, avec une épaisseur maximum de 60 m. Il s'agit des dépôts à dominance lacustre.

Les volcanites de Beydagi (laves andésitiques et tufs) sont, du moins partiellement, contemporains avec la formation d'Ahmetler et la base de la formation d'Ulubey (fig 1). Cette dernière, constituée essentiellement par des calcaires et des marnes lacustres, recouvre sans discordance la série sous-jacente. Elle témoigne de l'élargissement du régime lacustre dans le Bassin d'Usak vers la fin du Miocène.

Cette classification stratigraphique implique que les trois localités à mammifères connues à présent dans le secteur situé entre Usak et Esme, à savoir Kemiklitepe, Esme-Akçaköy et Fakilli, appartiennent au membre de Balçiklidere. La différence d'âge entre Esme-Akçaköy (Vallésien inférieur) et le niveau supérieur de Kemiklitepe (Turolien moyen) suppose que ces dépôts recouvrent un intervalle de temps supérieur à trois millions d'années. Il faut aussi noter que OZANSOY (1961) avait observé la superposition des dépôts fossilifères et l'antériorité de la faune d'Esme-Akçaköy par rapport à celle de Kemiklitepe.

A Kemiklitepe, le membre de Balçiklidere affleure sur une épaisseur de 25 m. De la base au sommet on observe :

— une série sableuse (7 m) avec quelques rares bancs durcis, de couleur beige foncé ou gris. Une mince couche cinéritique (environ 10 cm) et le gisement de mammifères KTD se situent dans la partie supérieure de cette série.

— une série de marnes sableuses ou silteuses, de couleur blanchâtre ou beige (9 m), riches en muscovite.

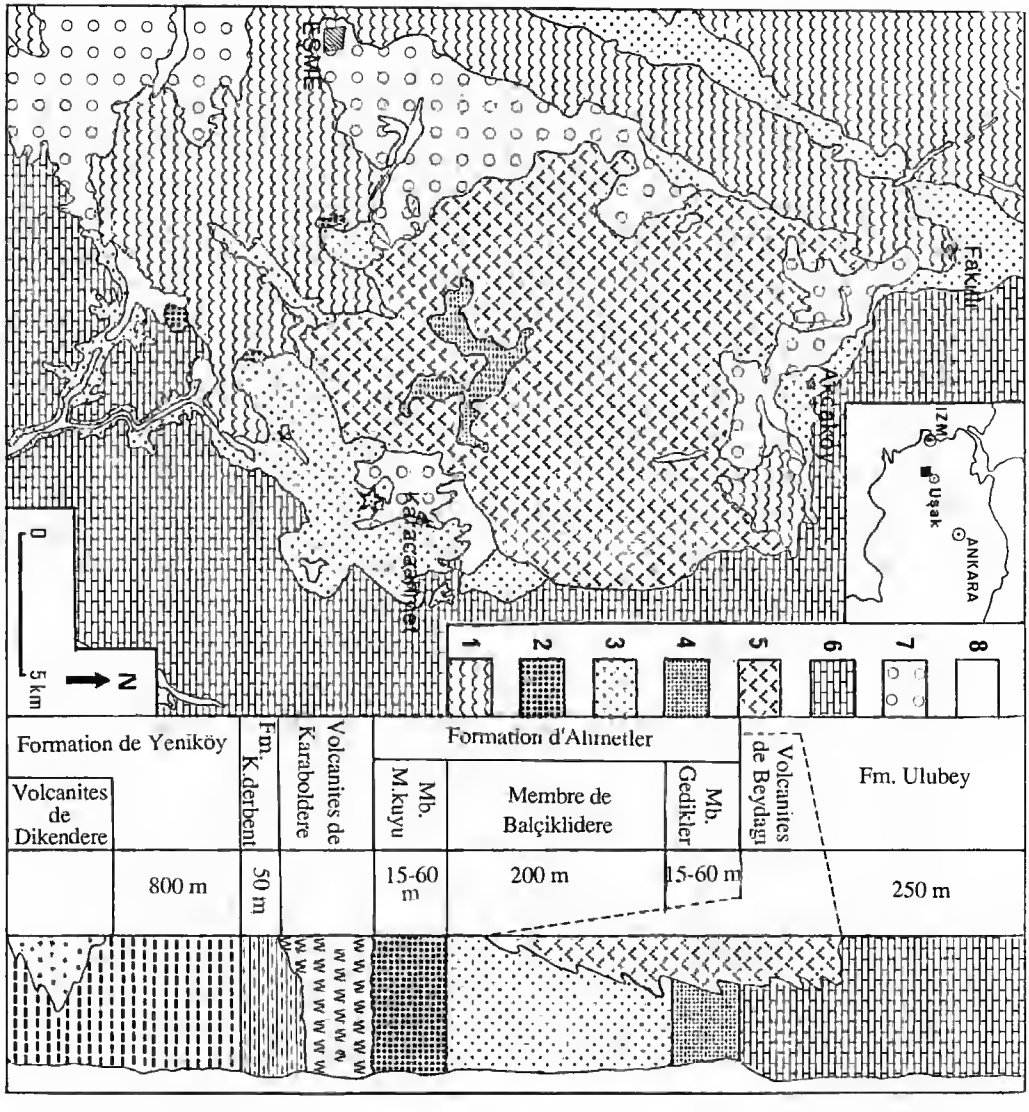


FIG. 1. — La carte géologique et la stratigraphie des formations néogènes des environs de Kemiklitepe (d'après ERCAN *et al.*, 1978, modifié). La localité à mammifères est indiquée par une étoile. 1) gneis du Massif de Menderes ; 2) dépôts de pente du membre de Merdivenlikuyu ; 3) sédiments fluvio-lacustres du membre de Balçiklidere ; 4) silts, argiles et tuffites du membre de Gedikler ; 5) les volcanites (andésite, tuf, agglomérat) de Beydagi ; 6) formation lacustre d'Ulubey ; 7) dépôts fluviatiles de la fonnation d'Asartepe ; 8) alluvions quaternaires.

The geologic map and stratigraphy of Neogene deposits in the Usak Basin (after ERCAN et al., 1978, modified). The Kemiklitepe mammal localities are indicated by a star. 1) gneis of Menderes Massif ; 2) scree deposits of the Merdivenlikuyu Member ; 3) fluvio-lacustrine deposits of the Balçiklidere Member ; 4) silts, clays and tuffits of the Gedikler Member ; 5) Beydagi volcanites ; 6) lacustrine deposits of the Ulubey Formation.

— une série de marnes beige-rose (5 m) souvent très compactée, avec des fréquents chenaux. Les remplissages de chenaux forment des bancs gréseux très durs, avec surface d'érosion à la base. Un de ces bancs, de couleur bleutée et épais de 0,5 m, contient des cristaux de biotite bien préservés. Vers le sommet, deux niveaux distincts contiennent d'abondants restes de mammifères ; le premier est inclus dans un banc de grès très compact (niveau à *Hystrix*) et le second, beaucoup plus riche que le premier, se trouve au sommet de ce banc de grès ou s'étale latéralement dans les marnes beige-rose (gisements de KTA et KTB). Dans ce niveau particulièrement riche en mammifères, les ossements sont concentrés sous forme de poches qui affleurent tout autour de Kemiklitepe et dans les ravineaux qui l'entaillent. Nous en avons observé plus d'une vingtaine, mais nous n'avons fouillé que deux poches dans le secteur sud (gisement KTA) et trois autres dans le secteur nord-ouest (gisement KTB). Les restes de mammifères récoltés en surface dans le secteur nord ont été regroupés sous l'appellation KTC.

— une série de sables marneuses peu compacte (4 m), de couleur rose-brun, qui se termine par la terre végétale des champs.

Cette coupe a été levée dans le ravin principal, affluant de Balciklidere, qui entaille la colline de Kemiklitepe. Son orientation est approximativement N 250°. Les poches fossilifères s'observent de part et d'autre de ce ravin. La distance stratigraphique entre les niveaux fossilifères inférieur (KTD) et supérieur (KTA, KTB, KTC) est de 15 m. Ces séries ne sont pas tectonisées et leur pendage est nul ou au maximum 4° SE.

Des échantillons ont été prélevés des niveaux à cinérites en vue de datations radioisotopiques ; ils ont été confiés à Gilles ODIN (Université P. et M. Curie). La séparation des éléments volcaniques, en particulier des biotites, à l'aide des liqueurs denses, a montré que ces sédiments contiennent aussi des particules de muscovites, ceci mettant en évidence une contamination provenant du socle cristallin. Ce phénomène rend hasardeuse toute tentative de datation par la méthode classique de fusion de fraction séparée. Dès lors nous avons envisagé des datations par la méthode de fusion laser sur cristal unique et, dans ce but, des échantillons ont été confiés en juillet 1992 à Carl SWISHER (Geochronology Center, Berkeley, USA). Au moment de la rédaction de ce manuscrit et de ceux portant sur l'étude de divers groupes de mammifères, aucun âge radiométrique n'était disponible. Les âges biochronologiques et les corrélations proposés par divers auteurs devraient donc être reconsidérés dans l'avenir à la lumière des éventuelles datations radiométriques.

CONDITIONS DE FOSSILISATION ET FAUNAS

La lithologie de chacun de ces trois niveaux fossilifères est différente. Dans le niveau inférieur (gisement de KTD) nous n'avons trouvé qu'une seule poche fossilifère. Le sédiment est un sable fin beige-gris, très peu argileux, avec une granulométrie inférieure au millimètre pour l'essentiel, mais aussi contenant quelques rares éléments millimétriques. Les os sont bien consolidés et en bon état de conservation, parfois en connexion. Ils sont de couleur blanchâtre. La liste des mammifères trouvés dans ce gisement s'établit comme suit : *Machairodus aphanistus*, *Choerolophodon pentelicus*, *Ceratotherium neumayri*, *Dicerorhinus pikermiensis*, *Chilotherium* sp., *C. persiae*, *Hipparion* sp., *H. mediterraneum*, *Pliohyrax* sp., *Palaeotragus roueni*, *Samotherium* sp., *S. major*, *Gazella* sp., *Protoryx parvidens*, *Palaeoreas elegans* et *Criotherium argaloides*. Cette faune peut être attribuée au Turolien inférieur (MN11).

Le "niveau à *Hystrix*" consiste en un banc de grès très compact, épais de 2,5 m à l'affleurement. Les os sont concentrés en poches dont l'épaisseur ne dépasse pas 20 cm. Ce niveau n'a

pu être fouillé en raison de la dureté de la roche, mais un palais d'*Hystrix primigenia*, à moitié dégagé par l'érosion, a été récolté (voir SEN, ce volume).

Le niveau fossilifère supérieur présente sur le terrain une extension latérale bien plus importante que les autres. Les fossiles sont conservés dans des poches (1-3 m de large et sur une épaisseur de 0,5 m maximum) dans des marnes beige-rose plus ou moins consolidées. Les os, de couleur blanchâtre, bien consolidés et rarement déformés, se trouvent fréquemment en connexion. Cependant, de nombreux spécimens ont été cassés avant la fossilisation. De plus sur certains os, on reconnaît aisément l'action des prédateurs, comme des traces de crocs ou des parties rongées. La faune provenant de ce niveau (gisements KTA + KTB) comprend : *Hystrix primigenia*, *Pseudomeriones* sp., *Oryctetropus gaudryi*, *Adcrocuta eximia*, *Lycyaena* sp., *Hyaenotherium wongi*, *?Indarctos* sp., *Choerolophodon pentelicus*, *Ceratotherium neumayri*, *Chilotherium* sp., *Hipparion* cf. *proboscideum*, *H. mediterraneum*, *H. matthewi*, *Ancylotherium* cf. *pentelicum*, *Pliohyrax graecus*, *Palaeotragus roueni*, *Gazella* sp., *Oioceros wegneri*, *Protoryx laticeps*, *Palaeoryx pallasi* et *Tragoportax amalthea*. L'opinion des divers spécialistes diverge sur l'âge de cette faune ; ils l'attribuent soit au Turolien moyen soit au Turolien supérieur (MN12 ou MN13).

Ces niveaux fossilifères ne sont pas à priori favorables pour la conservation des restes de micromammifères. Des tentatives de lavage-tamisage sur les sédiments de trois localités n'ont pas donné de résultats satisfaisants. La défloculation des sédiments n'a pas été suffisante pour obtenir des concentrés de lavage, bien que diverses méthodes eussent été essayées. Malgré cela, lors des essais, deux dents d'un petit rongeur (*Psedomeriones* sp.) ont été trouvées dans le gisement KTB.

MAGNÉTOSTRATIGRAPHIE

Le long du ravin principal qui traverse Kemiklitepe, une coupe de 25 m d'épaisseur a été échantillonnée pour la magnétostratigraphie, sur 17 sites. Des blocs orientés à la boussole ont été prélevés. La distance stratigraphique entre divers sites ainsi que l'épaisseur des couches ont été mesurées soit directement soit calculées à l'aide d'une équation trigonométrique. Une attention particulière a été accordée à l'échantillonnage de tous les principaux bancs lithologiques et à la fraîcheur du sédiment échantillonné. La distance verticale entre deux sites de prélèvement n'excède pas 2,5 m. Par ailleurs, trois autres blocs ont été pris dans les gisements fouillés (KTA, KTB et KTD).

Ces blocs ont été forés au laboratoire pour obtenir des carottes (Ø 25 mm) qui sont par la suite divisées en échantillons de 22 mm de long. L'étude paléomagnétique a été effectuée au Laboratoire de Paléomagnétisme et Géodynamique de l'IPG de Paris et 20 échantillons ont été désaimentés et mesurés au Laboratoire de Stratigraphie de l'Université Paris 6. Ces laboratoires sont équipés de magnétomètres cryogéniques, respectivement de marques CTF et LETI, dont le seuil de sensibilité est d'environ 0,01 mA/m.

Au total 46 échantillons ont été désaimantés par chauffe, au moins en quinze paliers, jusqu'à l'étape de 600° ou 650°C. Pour 20 échantillons, l'évolution de la susceptibilité magnétique au cours du traitement thermique à été contrôlée. Sur six autres échantillons provenant de divers niveaux, un test de l'acquisition de l'aimantation rémanente (ARI) a été effectué.

Le mode d'acquisition de l'ARI montre que le principal minéral magnétique de ces sédiments a une faible coercivité, avec un point de saturation proche de celui de la magnétite. Cependant, sur deux échantillons, l'acquisition de l'ARI est plus lente, un peu au-delà de 0,3 Tesla. Ceci pourrait indiquer la présence d'un minéral magnétique à forte coercivité, formé par une légère altération des sédiments après leur mise en place. Cette hypothèse est confirmée par la désaimantation thermique : dans certains échantillons, la température de déblocage n'a pas été atteinte à 600°C.

La plupart des échantillons ont une aimantation forte et stable. Les valeurs de l'aimantation rémanente naturelle (ARN) varient de 2 à 54 mA/m, avec une moyenne de 15 mA/m. Cependant, 25 à 50% de cette aimantation est détruite avant le traitement à 200°C ; cela démontre clairement que cette fraction d'aimantation correspond à un minéral à faible coercivité, tel la goethite, qui est la source principale de l'aimantation visqueuse, ou bien est due à l'abondance des particules magnétiques de petites dimensions et mobiles. De même, avant cette étape est détruite, aussi bien chez les échantillons de polarité normale que l'inverse, une faible composante d'aimantation qui est clairement une acquisition secondaire ; son orientation est difficile à identifier lorsque l'échantillon est de polarité normale, les directions des composantes primaire et secondaire étant plus ou moins superposées. En revanche, sur les diagrammes des échantillons de polarité inverse, cette composante se reconnaît aisément en raison de sa polarité plutôt normale (fig. 2). Dans trois sites seulement, l'élimination de cette composante nécessite des températures un peu plus élevées, mais en tout cas inférieures à 300°C. Lors des étapes plus élevées, il y a en général une bonne reproduction des directions d'aimantation ;

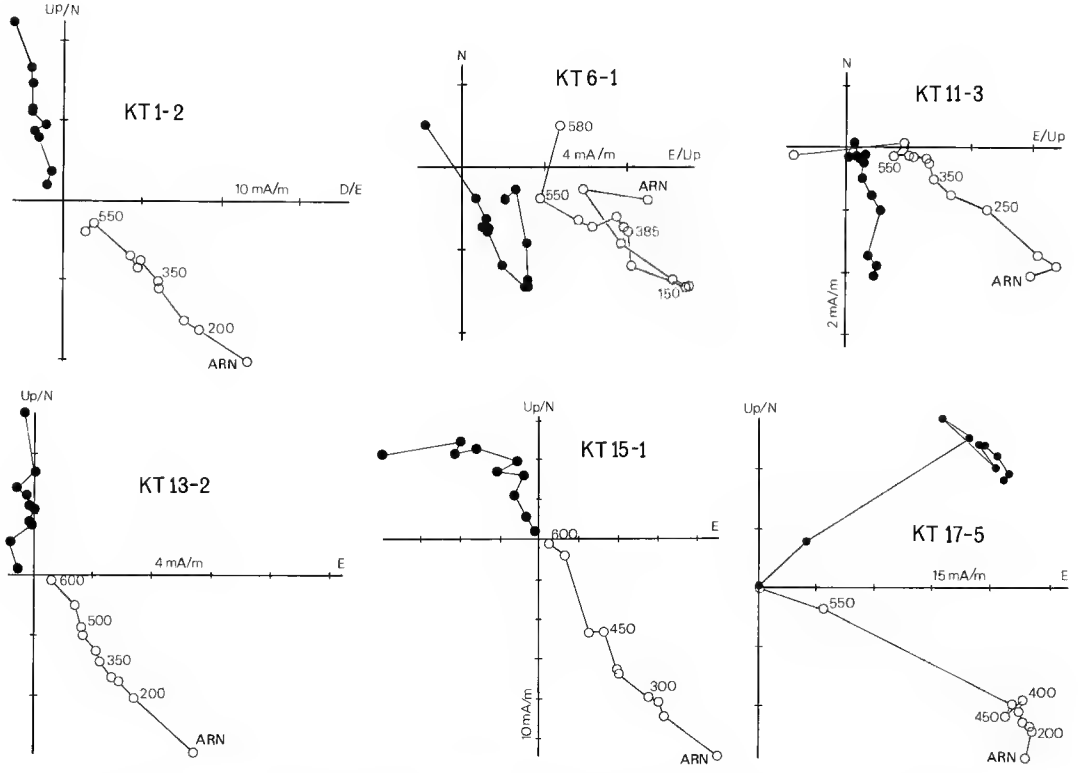


FIG. 2. — Un exemple caractéristique de désaimantation thermique pour six sites. Projection orthogonale sur le plan horizontal (ronds noirs) et vertical (ronds blancs). Les températures en °C et le numéro du site sont reportés sur chaque diagramme.

Characteristic Zijderveld plots of thermal demagnetization for samples from six sites. Orthogonal projection in horizontal plan (black dots) and vertical plan (white dots). The characteristic temparatures in °C and the number of the site are indicated on each diagram.

sur la plupart des diagrammes, une succession des points pratiquement alignés permet d'identifier, avec un bon degré de résolution, la composante primaire de l'aimantation (fig. 2). Pour tous les échantillons, la direction de cette composante a été calculée à l'aide d'un programme informatique et reportée sur la figure 3 sous forme de déclinaisons et inclinaisons en rapport avec la stratigraphie. Ces données ont servi à calculer les latitudes du pôle géomagnétique virtuel (PGV) (fig. 5).

Une autre observation qui découle de cette étude est que la susceptibilité magnétique ne varie pas notablement au cours de la désaimantation jusqu'à l'étape de 550°C. Mais, au-delà de ce palier, les 20 échantillons mesurés à cet effet montrent tous une baisse progressive de la susceptibilité. Cela indique probablement la transformation progressive de la magnétite en hématite à des hautes températures. Cela induit une certaine perturbation des directions d'aimantation lors des étapes avancées de la désaimantation.

La polarité de l'aimantation primaire a été clairement identifiée dans tous les sites échantillonnés, sauf un : c'est le site KT-17 prélevé à la base de la coupe dans des sables marneux. Les deux échantillons désaimantés montrent une aimantation très résistante (fig. 2) ; à l'étape de 550°C, l'intensité chute brutalement, pour être nettoyée totalement à 600°C. Les directions d'aimantation affichées avant cette chute sont en moyenne 55° pour la déclinaison et 25° pour l'inclinaison. Ces données ne permettent pas de définir la polarité de ce site.

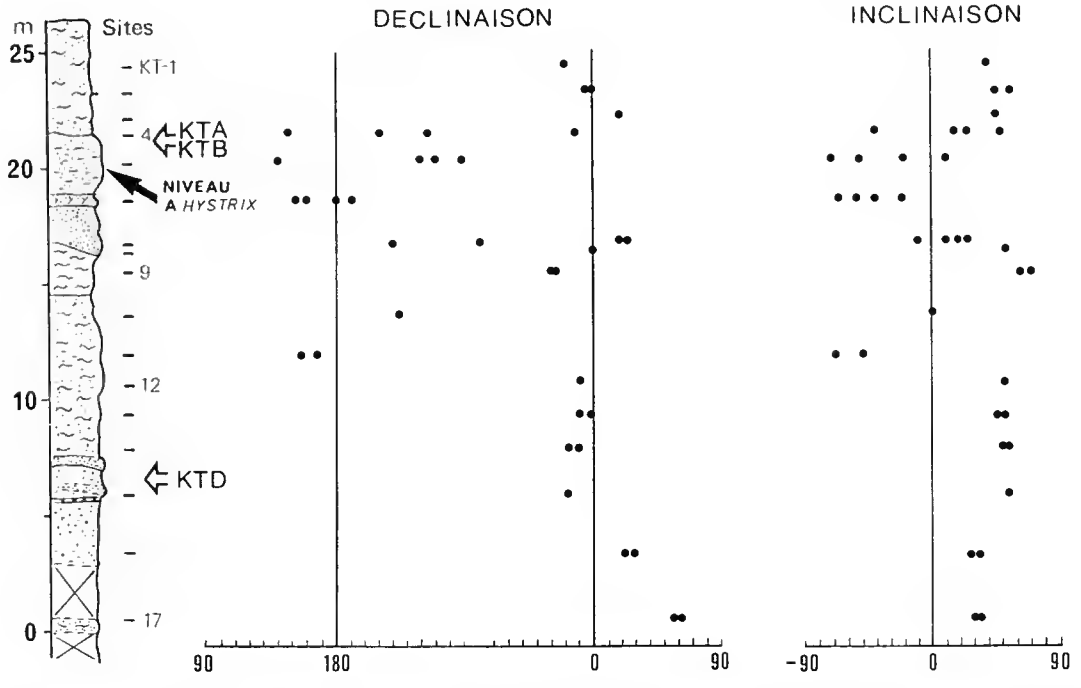


FIG. 3. — Les déclinaisons et les inclinaisons de l'aimantation primaire en rapport avec la stratigraphie de la coupe de Kemiklitepe. Les emplacements des sites de prélèvements paléomagnétiques, ainsi que ceux des gisements de mammifères sont indiqués à droite de la colonne stratigraphique. Voir le texte pour la lithologie.

Declinations and inclinations of the primary characteristic magnetization versus lithologic column of the Kemiklitepe section. The horizons sampled for magnetic stratigraphy, as well as the location of mammal bearing horizons are reported on the right side of the section. See the text for lithology.

Les directions de l'aimantation primaire sont notablement différentes de celles de l'ARN. En effet, les diagrammes stéréographiques (fig. 4) montrent que dans la plupart des échantillons les directions de l'ARN sont proches de celle du champ magnétique actuel ; en particulier, il faut noter la présence de peu d'échantillons à polarité inverse. Les directions obtenues après désaimantation, avec des polarités normales et inverses, sont antipodales (fig. 4b). Cela prouve d'une part l'identification correcte des directions de l'aimantation primaire, et d'autre part une rotation anti-horaire de la région, de l'ordre de 10-15°, depuis le Miocène supérieur. Ce dernier résultat corrobore les données déjà existantes sur la géodynamique de la région (KISSEL *et al.*, 1987).

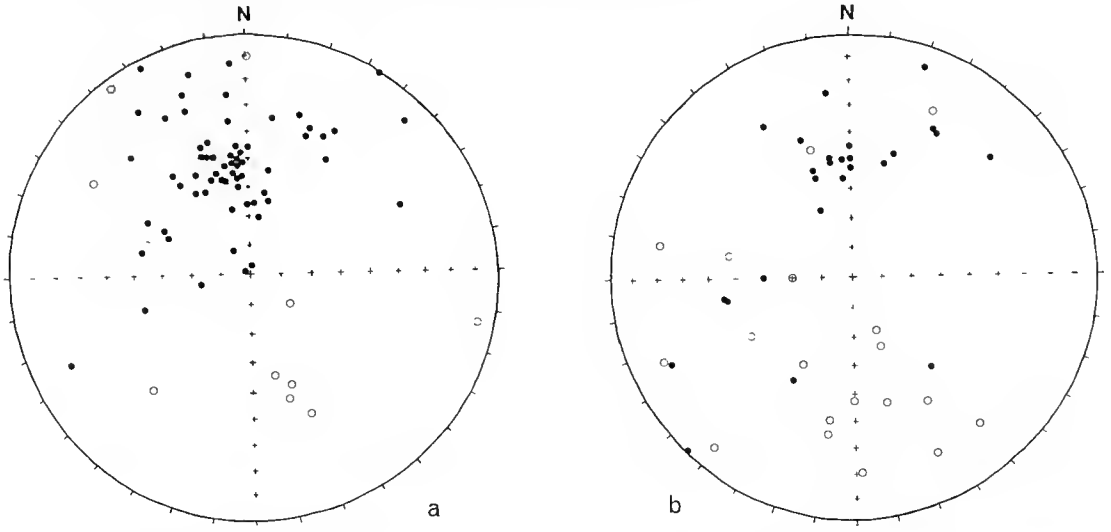


FIG. 4. — Projection stéréographique des directions de l'ARN (a) de 76 échantillons, et celles de l'aimantation primaire (b) pour 46 échantillons désaimantés. Les directions intermédiaires concement en majorité les échantillons du site KT4 et des gisements fossilifères KTA et KTB.

Stereographic plots of the NRM directions for 76 samples (a) and of the characteristic remanent magnetization for 46 samples (b). The intermediate directions shown in (b) mainly concern samples from the site KT4 and from the mammal localities KTA and KTB

En conclusion, cette étude paléomagnétique met en évidence la succession de cinq zones de polarités magnétiques dans la coupe de Kemiklitepe. De la base au sommet, une zone de polarité normale (5 sites) sur 8 m, une zone inverse (2 sites) sur 3 m, une courte zone de polarité normale (2 sites) sur 3 m, une nouvelle zone inverse (2 sites) sur 5 m et enfin au sommet une zone normale (3 sites) sur 3 m. De plus, les deux dernières transitions sont représentées chacune par un site à polarité intermédiaire. De même, les échantillons prélevés dans les gisements fossilifères KTA et KTB donnent aussi des polarités intermédiaires comme ceux du site KT-4 avec lequel il sont lithologiquement corrélés.

Quant au gisement KTD, il est situé sur le flanc est de Kemiklitepe, à environ 200 m de la coupe échantillonnée pour la magnétostratigraphie. S'il est possible de le corréler avec la partie supérieure de l'unité basale (série sableuse), sa position exacte dans cette coupe ne peut être précisée en raison de changement latéral de faciès et de la discontinuité des affleurements entre les deux secteurs. Les échantillons provenant de ce gisement montrent également une polarité normale avec des propriétés magnétiques similaires aux sites KT-14 et KT-15 (fig. 3 et 5).

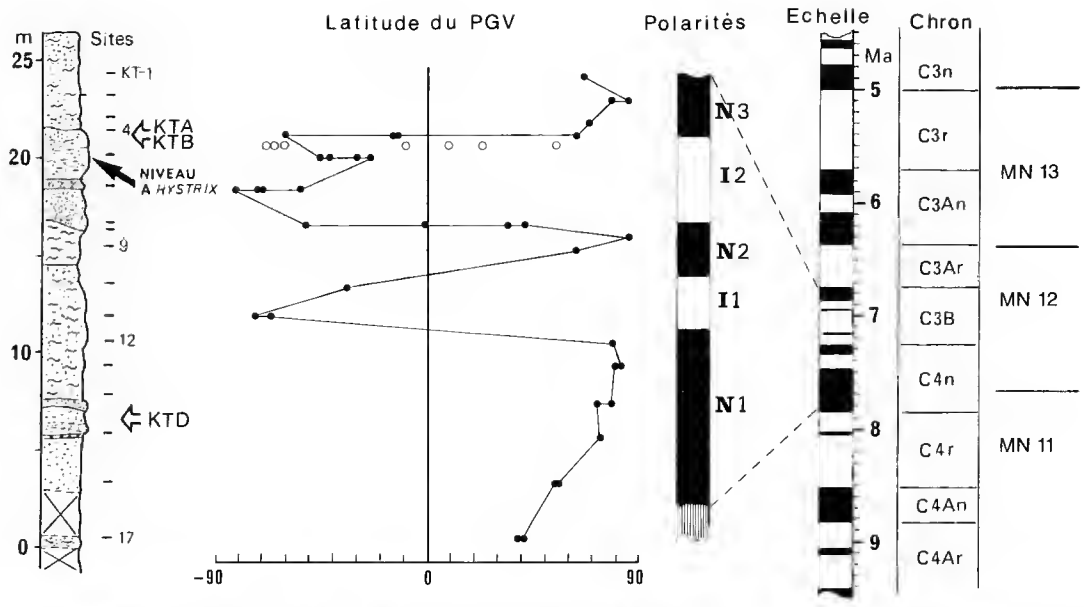


FIG. 5. — Latitude du pôle géomagnétique virtuel (PGV) calculée pour chaque échantillon désaimanté et reportée en rapport avec la stratigraphie. La colonne de droite montre la succession des zones de polarité dans la coupe de Kemiklitepe et sa corrélation avec l'échelle géomagnétique (d'après CANDE & KENT, 1992). Les ronds blancs indiquent les échantillons provenant des gisements fossilifères KTA et KTB.

Latitude of the virtual geomagnetic pole (PGV) for each sample versus lithologic column. At the right side are reported the polarity succession in the Kemiklitepe section and its correlation with the geomagnetic polarity time scale of CANDE and KENT, 1992. The white dots indicate samples taken from the mammal localities KTA and KTB.

CORRÉLATION

Avant d'essayer de corréler ces polarités avec l'échelle des inversions géomagnétiques, il convient de se poser deux questions :

1) ces cinq zones de polarité représentent-elles la totalité des épisodes correspondant à la durée recouverte par cette coupe ?

2) quelle est la régularité du taux de sédimentation ou dans quelle mesure les épaisseurs des zones de polarité reflètent-elles leurs durées respectives ?

A Kemiklitepe, nous avons affaire à une formation fluviatile avec un cortège assez varié de milieux de sédimentation : plaine d'innondation, banc de sable, chenaux et même quelques passages marécageux. Il est bien connu que ce genre de dépôts se met en place d'une manière discontinue, à la faveur des crues et des innondations, avec une alternance des phénomènes de sédimentation et d'érosion (ou d'arrêt de sédimentation) (voir BOGGS, 1987). Par ailleurs, la nature lithologique des bancs et leurs épaisseurs montrent des différences évidentes d'un niveau à l'autre. Les surfaces d'érosion s'observent clairement à la base des bancs de grès (chenaux), mais dans les autres parties de la section, il n'est pas possible de discerner de discontinuité. Les données paléomagnétiques sont en faveur d'une certaine continuité de la sédimentation, du moins dans la partie supérieure de la section. En effet, les deux

dernières transitions de polarité, N2-I2 et I2-N3 (voir fig. 5) sont représentées par des sites à polarité intermédiaire (respectivement KT-7 et KT-4). En revanche, les deux autres transitions sont apparemment brutales puisque notre échantillonnage ne comporte pas de site intermédiaire dans cette partie de la section. Les variations lithologiques et géométriques de faciès indiqueraient une sédimentation discontinue mais sans lacune majeure et de vitesse irrégulière. Pour répondre aux questions ci-dessus, on peut donc dire que cette succession de polarités recouvre probablement la totalité des inversions géomagnétiques survenues durant la mise en place de ces dépôts, mais leurs épaisseurs respectives pourraient ne pas être tout à fait corrélatives à la durée de chacune des périodes de polarité (autrement dit, taux de sédimentation irrégulier).

La figure 5 montre la latitude du pôle géomagnétique virtuel tout au long de la coupe de Kemiklitepe et la succession des zones de polarité obtenues et la portion de l'échelle des inversions géomagnétiques (CANDE & KENT, 1992) entre 9,5 et 4,5 Ma. Le Miocène supérieur auquel appartiennent ces dépôts se caractérise par une forte fréquence des inversions de polarité (CANDE & KENT, 1992) et, de ce fait, plusieurs intervalles de cette échelle montrent des ressemblances avec la succession de polarités de Kemiklitepe. Pour une tentative de corrélation, il faut d'abord rappeler les données biostratigraphiques fournies par les mammifères.

Les faunes de mammifères de Kemiklitepe suggèrent l'attribution de ces dépôts au Turolien (voir DE BONIS *et al.*, même volume). Le gisement de KTD est d'âge turolien inférieur (MN11) tandis que le niveau fossilifère supérieur (KTA-KTB) indique un âge plus récent (MN12), voire assez proche des gisements tels que Samos Quarry A et Quarry 5 et Dytiko qui sont en général attribués au début du Turolien supérieur (MN13). La distance stratigraphique entre les deux niveaux fossilifères de Kemiklitepe (15 m), la nature de ces dépôts fluviatiles et l'absence de lacune de sédimentation notable ne permettent pas d'envisager une différence chronologique importante entre les faunes de KTD et KTA-KTB.

STEININGER *et al.* (1990) ont proposé une corrélation du Turolien (unités mammaliennes MN11 à MN13) avec l'échelle géomagnétique d'après BERGGREN *et al.* (1985). Ils mettent cet étage en parallèle avec l'intervalle de C3r-C4Ar.3 qui correspond dans cette l'échelle à la période entre 8,9 et 4,9 Ma. Il faut cependant rappeler que les calibrages radiochronologiques et/ou magnétostratigraphiques des gisements turoliens en Europe et dans le pourtour méditerranéen sont extrêmement rares. Par exemple, il n'existe aucune datation précise de la limite vallésienne-turolienne ; quant à la limite turolienne-ruscinienne, elle est considérée équivalente à la limite mio-pliocène qui est calibrée à partir des formations marines.

A partir de l'étude magnétostratigraphique de la coupe de Cabriel en Espagne (elle concerne les gisements de mammifères de Fuente Podrida, Balneario, Venta del Moro et Fuente del Viso), OPDYKE *et al.* (1990) ont calibré, la limite MN11-MN12 de 7,2-7,3 Ma, d'après l'échelle géomagnétique de BERGGREN *et al.* (1985). Cette transition s'effecturait durant le Chron C4n.2 (voir fig. 5). Le nouveau calibrage de l'échelle géomagnétique par CANDE et KENT (1992) vieillit cet âge d'environ 0,5 Ma, le portant à 7,7-7,8 Ma. Par ailleurs, en ce qui concerne la limite MN12-MN13, les données magnétostratigraphiques obtenues dans les coupes de Cabriel en Espagne (OPDYKE *et al.*, 1990) et de Samos en Grèce (SEN & VALET, 1986) autorisent de placer cette transition proche de la base du Chron C3An.2, soit à environ 6,3 Ma.

Ces données nous permettent de définir le cadre chronologique des faunes de Kemiklitepe. La figure 5 présente la succession des polarités de notre section contre l'échelle géomagnétique de CANDE et KENT (1992). En tenant compte de ces éléments de corrélation, deux hypothèses sont envisageables :

1) Soit cette section comporte de grandes lacunes de sédimentation et, de ce fait, la polarité du champ terrestre n'est enregistrée que de manière très discontinue. Une telle hypothèse ne permet d'envisager aucune corrélation précise avec l'échelle géomagnétique. La présence de cinq zones de

polarité dans cette coupe qui ne mesure que 25 m d'épaisseur et l'écart d'âge important entre les deux niveaux fossilifères seraient en faveur de cette hypothèse.

2) En revanche, étant donné que cette coupe ne présente pas de discontinuité majeure et que certaines transitions de polarité sont représentées par des sites intermédiaires, on peut raisonnablement penser que la sédimentation est relativement continue et que ces sédiments ont enregistré une succession continue de polarités. Cette seconde hypothèse permet de suggérer la corrélation des polarités de Kemiklitepe avec l'échelle géomagnétique. La plus forte ressemblance entre les magnétozones de Kemiklitepe et l'échelle géomagnétique est avec l'intervalle de C4n.2 - C3Bn (entre 7,8 et 6,8 Ma). Dans cette corrélation, la zone N1 de Kemiklitepe correspond au Chron C4n.2 dont la durée est de 7,89 à 7,64 Ma. Le gisement KTD se trouve à peu près au milieu de cette magnétozone. Les zones de polarité plus récentes peuvent être corrélées avec des chrons plus jeunes, à savoir C4n.1 et une partie du C3B. Rappelons que cette partie de l'échelle comporte deux courts épisodes à polarité normale dont la durée est de 35 mille ans chacun. Selon qu'on tient compte ou non de ces épisodes, la partie supérieure de la coupe de Kemiklitepe (zone N3) correspondrait soit à l'épisode normal C3Br.2n, soit à C3Bn (voir fig. 5). Ces corrélations attribuent respectivement un âge de 7,19 ou 6,90 Ma au niveau fossilifère KTA+KTB.

Dans la figure 5, c'est l'hypothèse n° 2 qui a été retenue. Elle a l'avantage d'être en parfait accord avec le calibrage proposé par d'autres auteurs pour la limite MN11-MN12. Cependant, cette corrélation implique un taux de sédimentation de l'ordre de 3-4 cm/ka, ce qui est très faible pour des faciès à dominante fluviatile. De tels taux de sédimentation sont fréquemment observés dans les dépôts marins et lacustres, mais les formations fluviatiles présentent en général des taux beaucoup plus élevés (SEN, 1988). Des formations d'âge et de nature similaires à l'île de Samos ont donné un taux moyenne de 12 cm/ka (SEN & VALET, 1986). Dans les formations fluviatiles des Sivaliks du Pakistan, des taux variant entre 13 et 49 cm/ka ont été mesurés (JOHNSON *et al.*, 1982).

A l'occasion de cette étude, nous n'avons exploré que les affleurements fournis par le ravin principal qui entaille le secteur fossilifère de Kemiklitepe. Dans cette localité, il n'est pas possible de lever une coupe plus étendue que celle étudiée. En revanche, dans ce bassin sédimentaire, cette formation fluviatile s'étend sur plusieurs dizaines de kilomètres, affleurant parfois sur plus de cent mètres d'épaisseur. Cela pourrait permettre, à l'avenir, de découvrir d'autres gisements de mammifères et de compléter les données bio- et magnétostratigraphiques.

RÉFÉRENCES

BERGGREN, W.A, D. V. KENT & J. A. VAN COUVERING, 1985. — The Neogene: Part 2, Neogene geochronology and chronostratigraphy. *In* : N. J. SNELLING (Edit.), The Chronology of the geologicat record. *Geol. Soc. London, Mem.*, n° 10 : 211-260, 3 fig.

BONIS, L. DE, G. BOUVRAIN, D. GERAADS, G. KOUFOS , S. SEN & P. TASSY, 1994. — Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie ; 11. Biochronologie, paléoécologie et relations paléo-biogéographiques. *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, 4e sér., **16**, C, (1) : 225-240.

BOGGS, S., 1987. — Principles of sedimentology and stratigraphy. Merrill Publ. Comp., Colombus, 784p.

CANDE, S. C., & D.V. KENT, 1992. — A new geomagnetic polarity time scale for the late Cretaceous and Cenozoic. *J. Geophys. Res.*, **97**, B10 : 13917-13951, 42 fig.

ERCAN, T., A. DINÇEL, S. METIN, A. TÜRKECAN & E. GÜNAY, 1978. — Usak yöresindeki Neojen havzalarinin jeolojisi. *Türk. Jeol. Kur. Büll.*, Ankara, **21** : 97-106, 3 fig., 5 pl..

JOHNSON, N. M., N. D. OPDYKE, G. D. JOHNSON, E. H. LINDSAY & R. A. K.TAHIRKHELI, 1982. — Magnetic polarity stratigraphy and ages of Siwalik group rocks of the Potwar Plateau, Pakistan. *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.*, Amsterdam, **37** : 17-42, 15 fig.

KISSEL, C., C. LAJ, A. M. C. SENGÖR & A. POISSON, 1987. — Paleomagnetic evidence for rotation in opposite senses of adjacent blocks in northeastern Aegea and western Anatolia. *Geophys. Res. Lett.*, Washington, **14** (9) : 907-910, 4 fig.

OPDYKE, N., P. MEIN, E. MOISSENET, A. PÉREZ GONZALEZ, E. LINDSAY & M. PETKO, 1990. — The magnetic stratigraphy of the late Miocene sediments of the Cabriel Basin, Spain. *In* : E. H. LINDSAY *et al.* (Eds..), European Neogene Mammal Chronology. Plenum Press, N. Y., NATO ASI ser. A, **180** : 507-514.

OZANSOY, F., 1961. — *Hyaena senyüreki* Ozansoy du Pliocène supérieur et la répartition du genre *Hyaena* dans le système pliocène de Turquie. *Bull. Min. Res. Expl. Inst. Turkey*, Ankara, **57**: 97-120, 2 pl.

— 1969.— Sur la longévité des faunes à *Hipparion* et les faunes de vertébrés fossiles dans la région de la Mer Egée anatolienne. *Bull. Min. Res. Expl. Inst. Turkey*, Ankara, **72**: 130-134.

SEN, S., 1988. — Magnétostratigraphie et taux de sédimentation: quelques données sur les dépôts fluviatiles, lacustres et marins du Néogène méditerranéen. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (8), **4** (1) : 161-166, 4 fig.

SEN, S, . & J. P. VALET , 1986. — Magnetostratigraphy of late Miocene deposits in Samos, Greece. *Earth Planet. Sci. Lett.*, Amsterdam, **80** : 167-174.

SICKENBERG, O., J.D. BECKER-PLATEN, L. BENDA, D. BERG, B. ENGESSER, W. GAZIRY, K. HEISSIG, K. A. HÜNERMANN, P.Y. SONDAAR, N. SCHMIDT-KITTLER, K. STAESCHE, U. STAESCHE, P. STEFFENS & H. TOBIEN, 1975. — Die Gliederung des höheren Jungtertiärs und Altquartärs in der Turkei nach Vertebraten und ihre Bedeutung für die internationale Neogen-Stratigraphie. *Geol. Jahrb.*, Hannover, B, **15** : 1-167.

STEININGER, F. F., R. L. BERNOR & V. FAHLBUSCH, 1990. — European Neogene marine/continental chronologic correlations. *In* : E. H. LINDSAY, V. FAHLBUSCH & P. MEIN (Eds.), European Neogene mammal chronology, Plenum Press, New York, NATO ASI ser. A, **180** : 15-46, 1 fig., 1 tabl.

TUNA , V., 1980. — Odontological variations in *Hipparion* from the biozone of Kemiklitepe (Usak, Esme), Pliocene. *Newsl. Paleontologie (Vertebrate)*, Natur. Hist. Inst., Ege Univ., Fac. Sc., Izmir, A, **3** : 1-4.

— 1985. — Kemiklitepe (Usak - Esme) omurgali faunasi Hipparionlarinda odontolojik degisimler. *TürkJeol. Kur. Büll.*, Ankara, C, **28** : 47-54, 2 fig., 2 pl.

YALÇINLAR, I., 1946. — Une faune de vertébrés miocènes aux environs d'Esme (Turquie, vallée du Méandre supérieur). *Istanbul Univ. Fen Fak. Mecmuasi*, B, **11** (2) : 124-130, 1 fig

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994,
section C, n° 1 : 19-39.

Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie : 2. Carnivores

par Louis DE BONIS

Résumé. — Les carnivores sont peu abondants à Kemiklitepe. Quatre espèces, trois Hyaenidae et une Ursidae, ont été déterminées dans le niveau supérieur de cette localité (KTA et KTB) et une seule, *Machairodus aphanistus*, dans le niveau inférieur (KTD). Cette dernière pourrait indiquer un âge vallésien ou turolien inférieur.

Mots-clés. — Carnivora, Miocène supérieur, Kemiklitepe, Turquie.

Abstract. — The carnivores are poorly represented in the locality of Kemiklitepe. Four species, three hyaenids and one ursid, are present in the upper level and one, *Machairodus aphanistus*, in the lower one. *M. aphanistus* would indicate a Vallesian or Early Turolian age.

Key words. — Carnivora, Late Miocene, Kemiklitepe, Turkey.

L. DE BONIS, *Université de Poitiers, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie Humaine, 86022 Poitiers cedex, France.*

INTRODUCTION

Le site de Kemiklitepe (Esme, Usak, Turquie) a été signalé pour la première fois par YALÇINLAR (1946). Il a donné lieu par la suite à quelques publications (OZANSOY, 1961 ; 1969 ; CRUSAFONT, 1957 ; BECKER-PLATEN *et al.*, 1975a et b ; TUNA, 1985) mais, à l'exception de quelques dents d'Hipparion, les fossiles n'avaient jamais été décrits ni figurés. Deux campagnes de fouilles (1989 et 1990) ont permis de récolter un matériel original et surtout de montrer qu'il existait en fait deux niveaux fossilifères bien distincts et séparés par plusieurs mètres dans la colonne stratigraphique. Le niveau supérieur correspond aux sigles KTA et KTB et l'inférieur à KTD.

L'ordre des Carnivora est assez mal représenté dans ces sites à la fois en nombre d'espèces, cinq seulement, en nombre d'individus et en ce qui concerne la qualité du matériel. Le faible nombre de journées de fouilles sur les différents sites de cette station est certainement responsable de cet état de fait. Toutes les formes que nous avons exhumées sont de taille moyenne ou grande, les petits carnivores sont absents et en particulier les mustélidés.

Adcrocuta eximia (Roth et Wagner, 1854)

Cette espèce est représentée par une hémimandibule droite édentée (KTB 91) montrant les alvéoles de la canine et de P_1 et les racines des autres dents jugales avec quelques fragments de couronne (pl. I, 1). La branche horizontale est haute (51 mm sous M_1) et robuste. Les prémolaires étaient resserrées les unes contre les autres, relativement courtes et probablement trapues. La carnassière, d'après ses vestiges, atteignait la taille moyenne de *A. eximia* ; le talonide est net et on peut y voir un hypoconide réduit mais coupant qui domine un petit bassin limité à l'intérieur par la crête entoconidienne.

A. eximia est sans doute le hyénidé le mieux représenté dans le Miocène supérieur. On le rencontre depuis l'Europe de l'Ouest jusqu'à la Chine. Malgré une certaine plasticité, l'espèce conserve une grande homogénéité. Elle est surtout présente dans les sites datés du Turolien mais elle a aussi été signalée dans le Vallésien (BONIS et KOUFOS, 1981).

Lycyaena sp.

Un fragment de mandibule portant des fragments de racines et de couronne de P_4, une carnassière bien conservée et la racine de M_2 se rattachent aux hyénidés de taille moyenne à denture coupante (pl. I, 2)

DESCRIPTION

D'après ses racines, la P_4 devait être longue mais pas très massive. M_1 présente un trigonide largement ouvert avec un métaconide réduit en position reculée dans la partie linguale la plus postérieure du protoconide. La face postérieure de ce métaconide est munie d'une petite crête verticale. Le talonide est relativement court ; on y trouve un hypoconide tranchant situé dans la partie médiane et qui fait suite à la petite crête postérieure du métaconide. L'entoconide se résume à un rebord terminé distalement par un minuscule tubercule. En arrière de l'hypoconide et de l'entoconide, une crête basse limite une minuscule dépression. D'après son alvéole, la M_2 devait être extrêmement réduite. La branche horizontale est gracile (hauteur sous M_1 = 26 mm) par rapport à la taille de la carnassière bien qu'il s'agisse d'un animal jeune mais déjà adulte. KTB 24 se distingue des "ictithères" classiques de taille voisine (*Ictitherium, Hyaenotherium, Hyaenictitherium* ou *Thalassictis*) par l'allongement de P_4, l'ouverture et la hauteur du trigonide de la carnassière dont le paraconide est plus bas que le protoconide, la forte réduction du métaconide et du talonide ainsi que par la structure de ce dernier. La mandibule est également plus gracile relativement à la taille de la M_1. Les affinités de notre fossile le rapprocheraient plutôt des Hyaenidae à denture plus coupante, *Palinhyaena, Hyaenictis, Lycyaena, Leecyaena* ou *Chasmaporthetes*.

Le genre *Palinhyaena* est représenté par deux espèces : *P. reperta* (espèce-type) et *P. imbricata* qui ne différerait de la précédente que par quelques détails mineurs. La P_4 est plus courte par rapport à la carnassière ; le métaconide de M_1 est bien réduit mais il est en position plus antérieure et l'entoconide est mieux marqué.

Chez *Hyaenictis*, la P_4 est moins longue vis-à-vis de la M_1, la réduction du métaconide de M_1 est poussée encore plus loin et le talonide de cette carnassière est un peu plus long et a une structure différente : l'hypoconide, également allongé, est situé dans une position plus vestibulaire et

l'entoconide est presque aussi élevé que lui. Tous ces caractères éloignent *Hyaenictis* du carnivore de Kemiklitepe.

Chasmaporthetes et *Euryboas* diffèrent de KTA 24 par l'absence complète de métaconide sur la carnassière inférieure ; le talonide de la même dent est réduit avec un hypoconide allongé et tranchant. L'entoconide semble avoir un développement variable selon les espèces ; il est absent chez *C. kani* mais encore présent, bien que faible, chez *Euryboas* sp., d'Afrique du Sud (HENDEY, 1978, fig. 6A). Chez cette dernière espèce, l'hypoconide est en continuité avec une minuscule crête qui parcourt la face distale d'un renflement qui pourrait être un vestige à peine visible de métaconide. Cette dernière structure pourrait constituer un état dérivé vers une fonction de plus en plus tranchante par rapport au carnivore de Kemiklitepe.

Lycyaena chaeretis (Gaudry, 1861) du Miocène supérieur de Pikermi (Grèce), espèce-type du genre, possède une carnassière inférieure qui rappelle celle de KTA 24. On y retrouve la même allure générale du trigonide mais avec un bourrelet cingulaire externe mieux marqué le long du paraconide. Le métaconide occupe la même position et présente le même degré de réduction. Mais, sur la pièce grecque, l'arête de l'hypoconide vient buter au milieu de la face postérieure du protoconide et ne prolonge pas le métaconide. En outre le rebord interne du talonide est plus large et l'entoconide mieux développé.

En fait aucune des espèces examinées ne restitue exactement les traits relevés sur notre échantillon. Ce dernier se range certainement parmi les hyénidés à denture coupante mais c'est avec un certain nombre de réserves que nous l'attribuons à *Lycyaena* sp. Un complément de matériel sera nécessaire pour confirmer, infirmer ou préciser cette détermination.

Hyaenotherium wongii (Zdansky, 1924)

Trois fragments de mandibules provenant de KTA et KTB appartiennent à des ictithères d'assez grande taille. Leurs caractères morphologiques très voisins permettent de les ranger dans une même espèce. Les ictithères forment un groupe complexe qui contient une demi-douzaine de genres assez proches les uns des autres. Les traits distinctifs sont parfois assez minces et leur taxonomie reste passablement embrouillée, les mêmes auteurs ayant fréquemment changé d'opinion au fil des publications ce qui ne simplifie pas le problème. Dans ce travail nous suivrons essentiellement la révision récente de WERDELIN et SOLOUNIAS (1991).

DESCRIPTION

KTA 23 est un fragment de mandibule avec la portion postérieure de la branche horizontale gauche jusqu'à la fosse massetérique et portant M_1 et la racine de M_2 (pl. II, 3). La carnassière présente une usure moyenne sur les faces labiales supérieures du paraconide et du protoconide ainsi que sur le talonide. Le trigonide est bas et la hauteur des deux principales cuspides, paraconide et protoconide, est peu différente, la seconde l'emportant légèrement. Le métaconide est détaché du paraconide mais il reste encore important et se situe à la hauteur de la moitié postérieure du protoconide. Le talonide, bien développé, est bas et il est muni de trois cuspides distinctes ; l'hypoconide est allongé, l'entoconide conique est bien séparé du métaconide tandis que l'hypoconulide reste bien distinct. En avant de ce dernier s'étend une petite fosse talonidienne triangulaire. Le cingulum vestibulaire est présent quoique assez peu développé au niveau du trigonide. KTB 5 est un fragment de branche horizontale droite avec M_1 (pl. II, 2). A peu près au même stade d'usure que KTA

23, la carnassière présente exactement les mêmes caractères auxquels il faut ajouter un faible bourrelet cingulaire lingual au pied du paraconide.

KTB 90 est le spécimen le plus complet que nous possédions. Il s'agit d'une branche horizontale droite à laquelle manque une portion de la partie centrale (pl. II, 1). La partie antérieure a conservé les racines des incisives et de la canine, l'alvéole de P_1, P_2 et P_3. La partie postérieure porte M_1 et la racine de M_2. Les dents présentent peu de traces d'usure.

Les racines des incisives sont très aplaties dans le sens mésio-distal, très resserrées et se chevauchant partiellement. Leur taille croît de I_1 à I_3.

La racine de la canine a une section elliptique avec un grand axe oblique par rapport à la rangée des dents jugales. Sa face mésiale est au contact de la face distale de I_3.

L'alvéole de P_1, petit et arrondi, est séparé de la canine par un diastème de 5,5 mm. P_2 est basse avec une couronne asymétrique. Elle présente un faible cingulum antérieur qui porte une cuspide accessoire minuscule. Il existe un tubercule accessoire postérieur. P_3 est moins asymétrique que la dent qui la précède. Elle est munie d'un faible bourrelet cingulaire au pied de l'arête antérieure. La cuspide accessoire postérieure est bien développée.

M_1 présente la même morphologie générale que sur KTA 23 et KTB 5 si ce n'est que le cingulum labial est mieux marqué au niveau du trigonide. L'alvéole de M_2 est de petite taille.

COMPARAISONS

a — *Ictitherium* Wagner, 1848

C'est le prototype des "ictithères" et le genre le plus anciennement décrit. Il diffère des spécimens de Kemiklitepe par le talonide plus important par rapport au trigonide et l'allure plus "piquante" des cuspides de M_1.

b — *Pliaviverrops* Kretzoï, 1938

Toutes les espèces de ce genre sont nettement plus petites que les pièces étudiées ici. En outre, le développement du talonide, la taille plus grande du métaconide et l'aspect "piquant" de la carnassière le séparent de nos spécimens. Pour des raisons voisines on peut aussi écarter *Protictitherium*, *Tungurictis* ou *Tongxinictis*.

c — *Thalassictis* Gervais ex Nordmann, 1850

Sur l'unique espèce décrite, *T. robusta*, la carnassière est différente de celles de Kemiklitepe par un protoconide plus élevé et un talonide plus important avec des tubercules mieux détachés et plus élevés.

d — *Hyaenictitherium* Kretzoï, 1938

Ce genre a été créé pour *"Ictitherium" hyaenoides* Zdansky, 1924. Il se caractérise par sa robustesse générale, ses prémolaires à la fois hautes, relativement courtes et puissantes et par une M_2 très petite. Ces caractères, à l'exception peut-être du dernier, ne se retrouvent pas sur notre matériel.

e — *Miohyaenotherium* Semenov, 1984

Ce genre a été défini par quelques traits qu'il est impossible d'observer sur les pièces de Kemiklitepe : profil latéral du rebord du méat auditif externe, allure du processus paroccipital ou du

bord inférieur de la mandibule. Pour WERDELIN et SOLOUNIAS (1991) l'espèce-type *M. bessarabicum* pourrait être rapprochée de *Hyaenictitherium*.

f — *Belbus* Werdelin et Solounias, 1991

Le genre repose sur une espèce dont l'holotype est une mandibule de Samos, décrite d'abord sous le nom de *Hyaena* sp. (BEAUMONT, 1968) puis de *Lycyaena dubia* (Beaumont, 1969a) avant d'être considérée comme une espèce nouvelle : *Hyaenictis beaumonti* Qiu, 1987. Cette mandibule diffère de nos spécimens par des prémolaires plus larges, surtout P_3, avec une arête antérieure convexe. La carnassière possède aussi un protoconide plus élevé par rapport au paraconide et un métaconide plus réduit.

g — *Palhyaena* Gervais, 1846

L'espèce-type de ce genre, *P. hipparionum*, est fondée sur un maxillaire, provenant du gisement du Luberon, signalé par GERVAIS (1846) et figuré par le même auteur (1848-52, pl. 12, fig. 1). Mais cette pièce, qui devrait être conservée au musée Requien d'Avignon, n'a jamais été retrouvée. En l'absence donc d'holotype, l'espèce ne peut être maintenue et le genre doit être considéré comme un nomen nudum (SOLOUNIAS, 1981 ; WERDELIN, 1988b ; WERDELIN et SOLOUNIAS, 1991).

h — *Hyaenotherium* Semenov, 1989

Ce genre monospécifique a pour espèce-type *H. wongii* (Zdansky, 1924). Connu par un matériel abondant dans le Miocène supérieur de Chine, il a été retrouvé en Grèce, en Ukraine et en Iran. Les prémolaires inférieures de *H. wongii* sont identiques à celles de KTB 90 décrites ci-dessus ; les proportions, la taille relative des cuspides accessoires ne diffèrent en rien. La hauteur des deux principales cuspides du trigonide, paraconide et protoconide, est la même, la réduction du métaconide tout à fait semblable, les proportions du talonide et la hauteur de ses cuspides sont aussi très voisines (pl. II, 1). C'est à l'espèce *H. wongii* qu'il faut rattacher les trois mandibules de Kemiklitepe.

Machairodus aphanistus (Kaup, 1833)

Une dizaine d'espèces de *Machairodus* ont été décrites dans le Miocène supérieur aussi bien en Eurasie qu'en Amérique du Nord. Il s'agit de félins de grande taille mais avec des variations assez fortes qui peuvent porter sur les dimensions générales ou sur la longueur relative de la canine supérieure. Une révision des espèces eurasiatiques (BEAUMONT, 1975) ne conserve que deux espèces, *Machairodus aphanistus* (Kaup) dans le Vallésien et *M. giganteus* (Wagner) dans le Turolien. La première, espèce-type du genre, a été décrite originellement à partir de spécimens provenant du gisement d'Eppelsheim (Allemagne) et la deuxième espèce a été décrite sur un spécimen du Turolien de Pikermi (Grèce).

Les deux espèces se distinguent par une série de caractères qui correspondent à un degré évolutif plus avancé dans le sens "machairodonté" pour *M. giganteus*. Sur la mandibule les incisives et les canines sont disposées sur un arc de cercle assez loin de P_3. La canine est plus réduite et plus incisiforme. Il n'y a jamais de P_2. Les tubercules accessoires de P_4 sont plus hauts, plus grêles et l'ensemble formé par la cuspide principale et les deux postérieures est souvent incliné vers l'arrière. La carnassière a un protoconide relativement plus allongé et moins renflé du côté postéro-labial, la largeur maximale de la dent est plus antérieure ; le talonide, ou l'ensemble métaconide-talonide, est plus réduit. A la mâchoire supérieure, P^4 présente un préparastyle plus net et un ensemble

préparastyle-parastyle relativement plus long. Le métastyle est également plus allongé. Le protocône est faible, parfois à peine marqué par un léger renflement, et plus reculé.

Le même auteur (BEAUMONT, 1978) reprenait un peu plus tard le problème des félins machairodontes et proposait de suivre, au niveau subgénérique, le découpage des genres proposé par KRETZOÏ (1929) et SCHMIDT-KITTLER (1976) avec *Miomachairodus* pour les formes les plus anciennes, *Machairodus* pour les sites classiques du Vallésien d'Europe et *Amphimachairodus* pour l'unique espèce *giganteus* ; il envisageait également une filiation directe entre ces trois sous-genres. D'un point de vue chronostratigraphique on peut dire cependant que l'espèce-type du genre, ou sous-genre, *Miomachairodus* (*M. pseudailuroides*) provient du gisement d'Esme-Akçakoy (Turquie) attribué au Vallésien. C'est dire que son âge ne doit pas être très différent de celui de *M. aphanistus*. D'un autre côté, les variations observées, la difficulté d'établir une césure nette entre certains ensembles nous inciteraient plutôt à ne pas prendre en compte pour l'instant le découpage subgénérique. C'est d'ailleurs la solution que le même auteur préconisait récemment (BEAUMONT, 1990).

DESCRIPTION

Le matériel dont nous disposons provient de KTD, niveau inférieur de Kemiklitepe, et se compose des restes d'un crâne qui devait être complet mais était malheureusement partiellement détruit par l'érosion lors de sa découverte. Ne subsistent qu'une partie de l'arrière-crâne (pl. IV), un fragment de maxillaire droit portant P^3-M^1 (pl. III, 2) auquel on peut ajouter une canine gauche isolée trouvée à proximité (pl. I, 3). Une mandibule avec ses deux branches horizontales, les deux condyles et le rameau ascendant droit (pl. III, 1) ; les dents sont réduites, du côté droit, aux racines des incisives, de la canine et de la P_2, à des fragments de P_3 et P_4 et à la carnassière presque complète, et du côté gauche aux racines de la canine et des dents jugales.

Crâne

Il existe peu de points de comparaison dans le matériel européen sinon un crâne juvénile provenant de Samos (BEAUMONT, 1975) et le crâne de Taraklia décrit par RIABININ (1929). Le Turolien de Chine a fourni en revanche plusieurs spécimens bien conservés (ZDANSKY, 1929 ; CHANG HSI-CHIH, 1957).

Face inférieure

Les cavités glénoïdes sont allongées et creusées en gouttière comme chez un grand félin actuel ; elles sont un peu plus larges mais moins que chez un homothère du Villafranchien. Le départ de l'arcade zygomatique droite montre que les fosses temporales étaient relativement larges et que les muscles temporaux étaient encore bien développés, mieux que chez *Homotherium nestianum* ou *H. crenatidens*. Le foramen ovale s'ouvre en arrière de l'orifice postérieur du canal de l'alisphénoïde et le foramen rond débouche au niveau de l'ouverture antérieure du canal. Ce dernier a disparu chez les félins modernes comme chez les homothères villafranchiens. La disposition des foramens est également différente chez ces derniers où la surface qui conduit vers le trou déchiré antérieur est si inclinée que la lumière du foramen ovale est orientée vers l'avant, si bien que ce foramen est à peine visible en vue inférieure. La portion conservée des apophyses ptérygoïdes montre qu'elles étaient robustes, beaucoup plus que chez un lion ou un tigre. La face inférieure du basioccipital a les mêmes proportions que chez un félin ordinaire alors qu'elle est rétrécie chez les homothères mais, comme chez ces derniers, les muscles droits de la tête s'inséraient sur des tubercules très marqués sur la portion antérieure du basioccipital. Le foramen est proche du trou déchiré postérieur mais il en reste détaché ce qui n'est le

cas ni chez les félins actuels ni chez les homothères. La bulle tympanique gauche est partiellement préservée ; un septum intra-bullaire est bien visible depuis l'angle antéro-interne de la bulle jusqu'au contact avec l'apophyse mastoïde ; des traces osseuses le long du contact avec la mastoïde pourraient être les vestiges d'un autre septum isolant la portion postérieure de la bulle comme chez *H. nestianum* (Bonis, 1976). Cette bulle est moins étirée dans le sens antéro-postérieur que celle des homothères et rappelle davantage celle des félins actuels. L'apophyse mastoïde est très développée et inclinée vers l'avant, comme il est normal chez un félin machairodonte, et sa base élargie montre de fortes empreintes pour l'insertion des muscles sterno-cleido-mastoïdiens, cependant la face inférieure ne dépasse pas vers le bas le plancher de la bulle tympanique comme c'est le cas chez les homothères.

En vue latérale, on note que l'apophyse glénoïde est très allongée, environ 2 cm, mais un peu moins que chez *Homotherium*, comme elle est moins dirigée vers l'avant.

Mandibule

De la taille de celle d'un lion, la mandibule présente une face antérieure plane et inclinée vers le haut et l'avant. Il n'y a pas d'apophyse mentonnière individualisée mais deux crêtes mentonnières latérales suivies d'une dépression. En vue latérale, la partie supérieure qui correspond aux racines des incisives est à peine visible en vue latérale, ce qui indique que les dents antérieures sont situées moins en avant que chez *M. giganteus* (Beaumont, 1975). La branche horizontale, analogue à celle des félins modernes, est plus basse que chez les homothères. L'apophyse coronoïde, un peu plus basse que celle d'un tigre ou d'un lion, est loin d'atteindre le degré de réduction connu chez *Homotherium* ou *Dinobastis*. La fosse massetérique, importante, est particulièrement creusée sous la branche montante et en arrière juste devant le condyle ; elle indique un fort développement du masseter dans cette région, qui pourrait compenser l'abaissement de l'apophyse coronoïde. Le condyle, tronconique et étiré transversalement, a un diamètre plus faible que celui d'un homothère de taille correspondante.

Dans l'ensemble cette mandibule présente des traits machairodontes accusés, surtout dans sa portion antérieure, mais sans atteindre le degré de spécialisation des genres villafranchiens.

Denture supérieure

La couronne de la canine isolée (KTD 66) a été brisée ante-mortem et présente des traces d'usure sur les cassures ; on ne peut préjuger de sa longueur mais la racine est relativement courte. Dans le matériel de Chine décrit par ZDANSKY (1929), il existe des différences importantes sur la longueur des canines. Si ces pièces appartiennent à la seule espèce *M. giganteus* (Beaumont, 1975), la variation individuelle, peut-être liée au sexe, serait considérable. L'indice d'aplatissement (diamètre vestibulo-lingual/diamètre mésio-distal) atteint 0,44. Cet indice est de 0,48 sur une canine de *M. aphanistus* du Vallésien de Montredon et varie de 0,38 à 0,45 chez *M. giganteus* (Beaumont, 1975). Le félin de Kemiklitepe se place donc près de la limite supérieure de variation de *M. giganteus*.

Un diastème de 11,6 mm sépare C de P^3. Cette dernière ne montre que sa portion postérieure avec un tubercule accessoire suivi d'un petit ressaut cingulaire. P^4 est longue avec un préparastyle très faible ; cette cuspide est beaucoup mieux marquée sur les pièces de Pikermi ou de Chine attribuées à *M. giganteus*. Le parastyle et le métastyle sont bien développés. Le protocône, situé à l'aplomb de la séparation entre parastyle et amphicône, saille fortement, beaucoup plus que chez *M. giganteus*. M^1 est allongée transversalement et présente une large facette d'usure verticale sur sa face antérieure. Elle est un peu plus développée que chez *M. giganteus*.

Denture inférieure

Les incisives sont plus resserrées que sur les spécimens de *M. giganteus* ou *M. "palanderi"*. La taille de la canine la place entre les deux espèces *M. aphanistus* et *M. giganteus*. L'alvéole de la P_2 existe du côté droit mais non du côté gauche. P_3 est petite avec deux tubercules accessoires antérieur et postérieur. La largeur maximale de M_1 est située dans la portion postérieure de la dent. Le talonide, ou plus précisément l'ensemble métaconide-talonide, est bien développé, beaucoup plus que chez *M. giganteus*.

CONCLUSION

Le félin machairodonte de Kemiklitepe présente toute une série de caractères que l'on retrouve chez *M. aphanistus* et qui sont primitifs par rapport à ceux qui existent chez *M. giganteus*, y compris les espèces chinoises *M. "palanderi"* et *M. "tingii"*. On peut noter :

— le faible préparastyle et le fort protocône de P^4 ;
— la plus grande taille de M^1 ;
— les incisives inférieures moins avancées et moins fortes ;
— le vestige d'une P_2 ;
— l'ensemble métaconide-talonide plus important ;
— l'apophyse coronoïde de la mandibule moins réduite.

Nous attribuons donc cette forme à *M. aphanistus*. Cette dernière espèce a été décrite dans le Vallésien d'Europe. Il serait donc possible que le niveau de KTD appartienne à cet étage.

D'autres machairodontes de grande taille ont été décrits dans le Miocène supérieur de Turquie. *M. pseudaeluroides* (Schmidt-Kittler, 1976, fig. 116) d'Esme-Akçaköy possède une carnassière plus courte avec un protocône en position plus antérieure, deux caractères primitifs. En revanche, la P^4 de Mahmutgazi (SCHMIDT-KITTLER, 1976, fig. 117) paraît voisine de celle de Kemiklitepe. SENYÜREK (1957) a décrit une espèce nouvelle de machairodonte sous le nom de *Epimachairodus romeri* à partir d'un crâne raisonnablement complet du gisement de Küçükyozgat (Turquie). Les caractères relevés sur le crâne et la denture rappellent beaucoup ceux de KTD 63. Il nous semble que ces deux formes doivent être rapportées à la même espèce *M. aphanistus*.

? **Indarctos** sp.

Deux incisives supérieures de grande taille, I^2 (KTA 162) et I^3 (KTA 161), peuvent être rapprochées d'un ursidé du groupe d'*Agriotherium*.

I^2 a une couronne haute, presque symétrique, la face vestibulaire est lisse avec un petit décrochement prolongé par un court sillon vertical du côté distal. Le tubercule principal est usé et présente une section ovalaire à grand axe mésio-distal ; il est flanqué lingualement de deux tubercules accessoires basaux d'égale importance, eux-mêmes légèrement usés et séparés par un fort sillon. La racine est très aplatie mésio-distalement avec une dépression longitudinale distale (pl. III, 4).

I^3, bien plus grande que I^2, est dissymétrique : le tubercule principal a une extrémité conique. La portion mésiale de la couronne est courte alors que la distale est plus haute et plus large. Sur la face linguale, un sillon vertical sépare une côte mésiale du reste de la couronne ; cette côte se poursuit le long du collet par un cingulum à peine marqué. Il existe une petite facette distale de contact. La

racine est moins aplatie que celle de I^2 et présente une dépression mésiale depuis le collet jusqu'à l'apex de la racine (pl. III, 3).

La I^2 d'*Agriotherium* (QIU et SCHMIDT-KITTLER, 1983 ; HENDEY, 1980) présente des tubercules internes non symétriques, le distal étant très réduit. Les I^2-I^3 d'*Indarctos* (ZDANSKY, 1929 ; pl. 4, fig. 1, 2 ; pl. 5, fig. 7-8) sont assez proches des incisives de KTA ; la deuxième incisive semble présenter le même degré de symétrie. Les mensurations sont également voisines de celles d'*Indarctos sinensis* Zdansky. C'est peut être à cette dernière espèce qu'il serait possible de rattacher nos spécimens mais la prudence s'impose devant la pauvreté du matériel.

TABLEAU I. — Mensurations des dents inférieures des carnivores de Kemiklitepe.
(L : longueur ; l : largeur ; L2 : longueur des trigonides)

	Ci		P_2		P_3		P_4		M_1		
	L	l	L	l	L	l	L	l	L	l	L2
KTA23									19.0	14.0	8.7
KTA24							(21.0)		23.5	18.7	10.3
KTB5									18.9	13.4	8.4
KTB90			11.6	6.0	14.4	7.0			20.3	14.8	8.9
KTB91									29.9		
KTD63	20.1				18.0		(23.5)		31.2		

TABLEAU II. — Mensurations des dents supérieures des carnivores de Kemiklitepe.
(L : longueur ; l : largeur)

	I^2		I^3		Cs		P^3		P^4		M^1	
	L	l	L	l	L	l	L	l	L	l	L	l
KTA161	9.9	16.2										
KTA162			16.1	18.0								
KTD63							22.7		40.0	19.0	7.0	12.0
KTD66					31.7	13.2						

CONCLUSIONS

Le matériel de carnivores de Kemiklitepe est peu abondant et souvent fragmentaire. Nous avons pu cependant y déterminer cinq espèces dont quatre dans les niveaux supérieurs KTA et KTB. Les Hyaenidae sont majoritaires avec trois espèces. Pour autant que l'on puisse en juger, deux d'entre eux ne paraissent pas différer de façon significative des types classiques du Turolien. *M. aphanistus* est le seul carnivore de KTD. Sa morphologie, relativement primitive, indique un niveau plus ancien. On ne connaît pas grand chose des niveaux de transition entre les deux "étages" mammalogiques du Miocène supérieur pour ce qui concerne ces grands carnivores mais on pourrait admettre pour la localité KTD un âge Vallésien ou Turolien inférieur.

Il ne fait pas de doute que des recherches complémentaires sur cette série de sites devraient nous apporter des renseignements inédits qui permettraient de préciser davantage le niveau biostratigraphique de ces formations.

Remerciements

Les photos et dessins qui illustrent cet article sont dus à C. SICARD. Le manuscrit a été préparé par G. FLORENT.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ARAMBOURG, C., & J. PIVETEAU, 1929. — Les vertébrés du Pontien de Salonique. *Ann. Paleont.*, **18** : 59-139.

BEAUMONT, G. DE, 1967. — Observations sur les Herpestinae (Viverridae, Carnivora) de l'Oligocène supérieur avec quelques remarques sur des Hyaenidae du Néogène. *Arch. Sci. Genève*, **20** : 79-108.

— 1968. — Une intéressante mandibule de Hyaenidae (Carnivora) du Pontien de Samos. *Arch. Sci. Genève*, **22** : 21-26.

— 1969. — Brèves remarques à propos d'un crâne de Hyaenidae (Carnivora) du Musée de Vienne. *Arch. Sci. Genève*, **22** : 49-54.

— 1975. —Recherches sur les Félidés (Mammifères, Carnivores) du Pliocène inférieur des Sables à Dinotherium des environs d'Eppelsheim (Rheinhessen). *Arch. Sci. Genève*, **28** : 369-405.

— 1978. — Notes complémentaires sur quelques Félidés (Carnivores). *Arch. Sci. Genève*, **31** (3) : 219-227.

— 1986. — Les Carnivores (Mammifères) du Néogène de Höwenegg/Hegau, Baden-Württemberg. *Carolinea*, **44** : 35-45.

— 1988. — Carnivores. *In* : Contribution à l'étude du gisement Miocène supérieur de Montredon (Hérault). Les grands mammifères. *Paleovertebrata*, Montpellier. Mémoire extraordinaire, 15-42.

BEAUMONT, G. DE, & M. CRUSAFONT-PAIRO, 1982. — Les Félidés (Mammifères, Carnivores) du Vallésien du Vallès, Catalogne, Espagne. *Arch. Sci. Genève*, **35** (1) - 41-64

BECKER-PLATEN, J. D., O. SICKENBERG & H. TOBIEN, 1975a. — Die Gliederung der känozoischen Sedimente der Türkei nach Vertebraten-Faunengruppen. *In* : SICKENBERG O. u. Pitarb. : Gliederung des höheren Jungtertiärs und Altquartärs in der Türkei nach Vertebraten und ihre Bedeutung für die internationale Neogen-Stratigraphie. *Geol. Jb.*, B, **15** : 19-45.

BECKER-PLATEN, J. D., O. SICKENBERG, & H. TOBIEN, 1975b. — Vertebraten-Lokalfaunen der Türkei. *In* Sickenberg O. u. Pitarb. : Gliederung des höheren Jungtertiärs und Altquartärs in der Türkei nach Vertebraten und ihre Bedeutung für die internationale Neogen-Stratigraphie. *Geol. Jb.*, B, 47-100.

BONIS, L. DE, 1976. — Un Félidé à longues canines de la colline de Perrier (Puy-de-Dôme) : ses rapports avec les Félidés machairodontes. *Ann. Paléontol.* (Vertébrés), **62** (2) : 159-198.

BONIS, L. DE, & G. KOUFOS, 1981. — A new hyaenid (Carnivora, Mammalia) in the Vallesian (Late Miocene) of Northern Greece. *Sci. Ann. Fac. Phys. Math.*, Univ. Thessaloniki, **21** ; 79-94.

BORISSIAK, A., 1915. — Mammifères fossiles de Sebastopol. ii. *Mém. Com. Géol., Petrograd* N. S., **137** : 1-47.

BOSE, P. N., 1880. — On undescribed fossil Carnivora from the Siwalik Hills. *Q. J. geol. Soc. London*, **36** : 119-136.

BOULE, M., 1901. — Révision des espèces européennes de *Machairodus*. *Bull. Soc. géol. Fr.*, sér. 4, **1** : 551-573.

CHANG-HSI, C., 1957. — On new material of some Machairodus of pontian age from Shansi. *Vertebr. palasiat.*, **1** : 193.

COLBERT, E. H., 1935. — Siwalik mammals in the American Museum of Natural History. *Trans. am. phil. Soc.*, **26** : 1-401.

— 1939. — Carnivora of the Tung Gur Formation of Mongolia. *Bull. am. Mus. nat. Hist.* **76** : 47-81.

CRUSAFONT-PAIRO, M., 1957. — Los Girafidas fosiles de Esme (Anatolia). *Curs. Conf.*, **4** : 80-81.

CRUSAFONT-PAIRO, M., & J. M. GOLPE POSSE, 1973. — Nuevos hallazgos de *Progenetta montadai* en el Miocene de Cataluna. *Geologico Minero*, **84** : 105-113.

CRUSAFONT-PAIRO, M., & B. KURTEN, 1976. — Bears and bear-dogs from the Vallesian of the Vallés-Penedès Basin, Spain. *Acta zool. fenn.*, **144** : 1-29.

CRUSAFONT-PAIRO, M., & G. PETTER, 1969. — Contribution à l'étude des Hyaenidae. La sous-famille des Ictitheriinae. *Ann. Paléont.* (Vertébrés), **55** : 89-127.

DEPERET, C. J., 1890. — Les animaux pliocènes de Roussillon. *Mém. Soc. géol. Fr.*, **3** : 1-164.

— 1892. — La faune des mammifères miocènes de La Grive St-Alban. *Arch. Mus. Lyon*, **5** : 1-89.

ESU, D., & T. KOTSAKIS, 1980. — *Ictitherium arkesilai* sp. n. (Hyaenidae, Carnivora) del Terziario superiore di Sahabi (Cirenaica, Libia). *Riv. ital. Paleont. Stratigr.*, **86** : 241-256.

FALCONER, H, & T. P. CAUTLEY, 1836. — On *Ursus sivalensis*, a new fossil bear from the Siwalik Hills. *As. Res.*, **19** : 193-200.

FICCARELLI, G., & D. TORRE, 1970. — Remarks on the taxomomy of hyaenids. *Paleontogr. ital.*, **36** : 13-33

FRICK, C., 1926. — The Hemicyoninae and an American Tertiary bear. *Bull. am. Mus. nat. Hist.*, **54** : 1-119.

GABASHVILI, E. G., 1973. — Kizucheniya verkhnetretichnykh khishchnikov (Carnivora) iz fondow geologischeskogo otdela gosudarstvennogo museya Gruzii. (On the study of Upper Tertiary carnivores (Carnivora) from the collections of the Georgian state museum). *Vest. gos. Mus. Gruzii*, **24-25A** : 5-19 (in Russian).

GAUDRY, A., 1862-1867. — Animaux fossiles et géologie de l'Attique, 475 p., Paris.

— 1873. — Animaux fossiles du Mont Léberon. F. Savy, Paris. 180 p.

GERVAIS, P., 1846. — Observations sur diverses espèces de mammifères fossiles du midi de France. *Ann. Sci. nat.*, sér. 3, **5** : 248-265.

— 1859. — Zoologie et Paléontologie françaises. Paris : A. Bertrand.

GINSBURG, L., J. MORALES & D. SORIA, 1981. — Nueva datos sobre los carnivoros de Los Valles de Fuentiducna (Segovia). *Estud. geol.*, **37** : 383-415.

HELBING, H., 1932. — Ober einen *Indarctos*-schädel aus dem Pontien der Insel Samos. *Abh. chweiz palaeont. Ges.*, **52** : 1-18.

HENDEY, Q. B., 1972. — A Pliocene ursid from South Africa. *Ann. S. Afr. Mus.*, **59** : 115-132.

— 1974a. — The late Cenozoic Carnivora of the south-western Cape Province. *Ann. S. Afr. Mus.*, **63** : 1-369.

— 1978. — Late Tertiary Hyaenidae from Langebaanweg. South Africa, and their relevance to the phylogeny of the family. *Ann. S. Afr. Mus.*, **76** : 265-297.

— 1980. — *Agriotherium* (Mammalia, Ursidae) from Langebaanweg. South Africa, and relationships of the genus. *Ann. S. Afr. Mus.*, **81** : 1-109.

HOWELL, F., & G. PETTER, 1985. — Comparative observations on some Middle and Upper Miocene hyaenids. Genera : *Percrocuta* Kretzoi, *Allohyaena* Kretzoi, *Adcrocuta* Kretzoi (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae). *Géobios*, **18** : 419-476.

KAUP, J. J., 1832-39. — Description d'ossements fossiles de mammifères inconnus jusqu'à présent qui se trouvent au Muséum grandducal de Darmstadt, 119 S.

KHOMENKO, I. P., 1914. — Meoticheskaya fauna s. Taraklii benderskogo uezda : Fissipedia, Rodentia, Rhinocerotinae. Equinae, Suidae, Proboscidae. *Trudy bessarabs. Obshch. Estest.*, Kishivev, **5** : 1-55.

KITTL, E., 1887. — Beiträge zur Kenntnis der fossilen Säugetiere von Maragheh in Persien. I. Carnivoren. *Ann. naturh. Hofmus., Wien*, **2** : 317-338.

KOUFOS, G. D., 1987. — *Chasmaporthetes bonisi*, a new hyaenid (Carnivora, Mammalia) from the late Miocene of Macedonia (Greece). *Bull. Soc. géol. Fr.*, **5** : 913-920.

KRETZOI, M., 1938. — Die Raubtiere von Gombaszög nebst einer übersicht der Gesamtfauna. *Anal. Mus.nat. Hungar.*, **31** : 89-157.

— 1952. — Die Raubtiere der Hipparionfauna von Polgardi. *Anal. Inst. Geol. Pub. Hungar.*, **40** : 1-42.

KURTEN, B., 1954. — The type collection of *Ictitherium robustum* (Gervais ex Nordmann) and the radiation of the ictitheres. *Acta zool. fenn.*, **86** : 1-26.

— 1976. — Fossil carnivora from the late Tertiary of Bled Douarah and Cherichira, Tunisia. *Notes Serv. géol. Tunis*, **42** : 117-214.

— 1982. — Status of the fossil hyaenids *Ictitherium viverrinum* and *Thalassictis robusta* (Mammalia). *Z. Geol. Wiss.*, **10** : 1009-1018.

— 1985. — *Thalassictis wongii* (Mammalia : Hyaenidae) and related forms from China and Europe. *Bull. geol. Inst. Univ. Upsala*, n.s., **11** : 79-90.

KURTEN, B., & L. WERDELIN, 1988. — A review of the genus *Chasmaporthetes* Hay, 1921 (Carnivora, Hyaenidae). *J. Vertebr. Paleontol.*, **8** : 46-66.

LYDEKKER, R., 1884. — Indian Tertiary and post-Tertiary Vertebrata. Siwalik and Narbada Carnivora. *Palaeont. indica*, ser. 10, **2** : 178-351.

MECQUENEM, R. DE, 1925. — Contribution à l'étude des fossiles de Maragha. *Ann. Paléontol.*, **13** : 135-160.

MELADZE, G. K., 1967. — Hipparionovaya fauna Arkneti i Bazaleti. (Hipparion fauna of Arkneti and Bazaleti). Metsniereba, Tbilisi : 201 p.

OZANSOY, F., 1961. — *Hyaena senyureki* du Pliocène supérieur (Sinap moyen) et la répartition verticale du genre *Hyaena* dans le système pliocène de Turquie. *Bull. Min. Res. Expl. Inst. Turkey*, **57** : 97-120.

— 1965. — Etude des gisements continentaux et des mammifères du Cénozoïque de Turquie. *Mém. Soc. Géol. France*, **102** : 1-92

PAVLOW, M., 1908. — Quelques carnivores fossiles du gouvernement de Kherson et de Bessarabie. *Mém. Soc. nat. Nouv. Russie, Odessa*, **32** : 27-48.

PILGRIM, G. E., 1931. — Catalogue of the Pontian Carnivora of Europe in the Department of Geology. British Mus. London : 1-174.

— 1932. — The fossil Carnivora of India. *Palaeont. indica*, n. s., **18** : 1-232.

PRASAD, K. N., 1968. — The vertebrate fauna from the Siwalik beds of Haritalyangar, Himachal Pradesh, India. *Mem. geol. Surv. India Palaeont. indica*, **39** : 1-55.

QI TAO, 1989. — Miocene carnivores from Altai Region, Xinjiang. *Vertebr. palasiat.*, **27** : 133-139.

QIU ZHANXIANG, 1985. — Restudy of *Ictitherium hyaenoides* in the Lagrelius collection. *Bull. geol. Inst. Univ. Upsala*, n. s., **11** : 92-112.

— 1987. — Die Hyaeniden aus dem Ruscinium und Villafranchium Chinas. *Münchn. Geowiss. Abh.*, A, **9** : 1-108.

QIU ZHANXIANG et N. SCHMIDT-KITTLER, 1983. — *Agriotherium intermedium* (Stach 1957) from a pliocene fissure filling of Xiaoxian county (Anhuei Province, China) and the phylogenetic position of the genus. *Palaeovertebrata*, Montpellier, **13** (3) : 65-81.

QIU ZHANXIANG, HUANG WEILONG & GUO ZHIHUI, 1979. — Hyaenidae of Qingyang (K'ingyang) Hipparion fauna. *Vertebr. palasiat.*, **17** : 200-221.

ROTH, J., & A. WAGNER, 1854. — Die fossilen Knochenüberreste von Pikermi in Griechenland. *Abh bayer. Akad. Wiss.*, **7** : 371-464.

SCHLOSSER, M., 1890. — Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Marsupialier, Creodonten und Carnivoren des europäischen Tertiärs. III. *Beitr. Paläont. Geol. Öst.-Ung.*, **8** : 1-107.

— 1903. — Die fossilen Säugetiere Chinas nebst einer Odontographie der rezenten Antilopen. *Abh.. bayer. Akad. Wiss.*, **22** : 1-221.

SCHMIDT-KITTLER, N., 1976. — Raubtiere aus dem jungtertiär Kleinasiens. *Palaeontographica*, Abt. A, **155** : 1-131.

SENYÜREK, M., 1957. — A new species of *Epimachairodus* from Küçükyosgat. *Belleten Türk. Tarih Kurumu*, **21** : 1-60.

— 1960. — The Pontian letitheres from the Elmadag district. *Publ. Fac. Lang. Hist. Géogr. Univ. Ankara*, Anatolia, 5, suppl. I : 1-223.

SIMIONESCU, I., 1938. — Les Mammifères pliocènes de Cimislia (Roumanie). 1. Carnivores. *Publ. Fond. Vasilie Adamachi, Acad. Romana*, **9** : 1-29.

SOLOUNIAS, N., 1981. — The Turolian fauna from the island of Samos. Greece. *Contrib. Vertebr. Evol.*, **6** : 1-232.

SOLOUNIAS, N. & G. DE BEAUMONT, 1981. — Brief remarks on certain large-sized Turolian hyaenids (Mammals, Carnivores) from Pikermi and Samos, Greece. *Arch. Sci. Genève*, **34** : 293-304.

STACH, J., 1957. — *Agriotherium intermedium* n. sp. from the Pliocene bone breccia of Weze. *Acta palaeont. pol.*, **2** : 1-18.

THENIUS, E., 1959. — *Indarctos arctoides* (Carnivora, Mammalia) aus dem Pliozän Osterreichs nebst einer Revision der Gattung. *Neues Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **108** : 270-295.

TUNA, V., 1985. — Kemiklitepe (Usak, Esme) Omurgali faunasi Hipparionlarinda odontolojik degisimler. *Türk. Jeol. Kur. Bült*, C, **28** : 47-54.

VILLALTA COMELLA, J. F. DE, & M. CRUSAFONT-PAIRO, 1943. — Nuevas aportaciones al conocimiento de los carnivoros pontiense del Valles-Panades. *Bol. Inst.. geol. min. Esp.*, **65** : 1-192.

VILLALTA COMELLA, J. F. DE, & M. CRUSAFONT-PAIRO, 1945. — Nuevas aportaciones al conocimiento de los Carnivoros Pontiense del Valles-Penedès. *Publ. Inst.. Geol., Diput. prov. Barcelona*, **7** : 81-121.

VIRET, J., 1939. — Monographie paléontologique de la faune de vertébrés des Sables de Montpellier, III. Carnivora Fissipedia. *Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, **37** : 1-26.

WAGNER, J. A., 1848. — Urweltliche Säugethiere-Überreste aus Griechenland. *Abh.. bayer. Akad. Wiss.*, **5** : 335-378.

— 1857. — Neue Beiträge zur Kenntnis der fossilen Säugethier-Überreste von Pikermi. *Abh. bayer. Akad. Wiss.*, **8** : 111-158.

WERDELIN, L., 1988a. — Studies of fossil hyaenids : the genera *Ictitherium* Roth & Wagner and *Sinictherium* Kretzoi, and a new species of *Ictitherium*. *Zool. J.. Linn. Soc.*, **93** : 93-105.

— 1988b. — Studies of fossil hyaenids : the genera *Thalassictis* Gervais ex Nordmann. *Palhyaena* Gervais, *Hyaenictitherium* Kretzoi, *Lycyaena* Hensel and *Palinhyaena* Qiu, Hang & Guo. *Zool. J. Linn. Soc.*, **92** : 211-265.

WERDELIN, L., & K. SOLOUNIAS, 1991. — The Hyaenidae : taxonomy, systematics and evolution. *Fossils Strata.*, **30** : 1-104.

YALÇINLAR, L., 1946. — Une faune de vertébrés miocènes aux environs d'Esme (Turquie, vallée du Méandre supérieur). *Rev. Fac. Sci. Istamboul*, B, **11** (2) : 124-130.

YOUNG, C. C., & P.T. LIU, 1948. — Notes on a mammalian collection probably from the Yüshe series (Pliocene), Yüshe Shansi, China. *Contrib. Inst. Geol.*, **8** : 273-291.

ZDANSKY, O., 1924. — Jungtertiäre Carnivoren Chinas. *Palaeont. sin.*, ser. C, **2** : 1-149.

PLANCHE I

1 — *Adcrocuta eximia*, hémimandibule droite en vue latérale (P_2-M_1). Kemiklitepe - KTB 91.

2 — *Lycyaena* sp., hémimandibule gauche (M_1) : a, vue médiale ; b, vue latérale. Kemiklitepe - KTA 24.

3 — *Machairodus aphanistus*, canine supérieure droite en vue mésiale. Kemiklitepe - KTD 66.

1. Adcrocuta eximia *: right hemimandible in lateral view (P_2-M_1) (KTB 91).* — *2.* Lycyaena *sp., left hemimandible (M_1) : a, medial view ; b, lateral view (KTA 24).* — *3.* Machairodus aphanistus, *right upper canine in mesial view (KTD 66).*

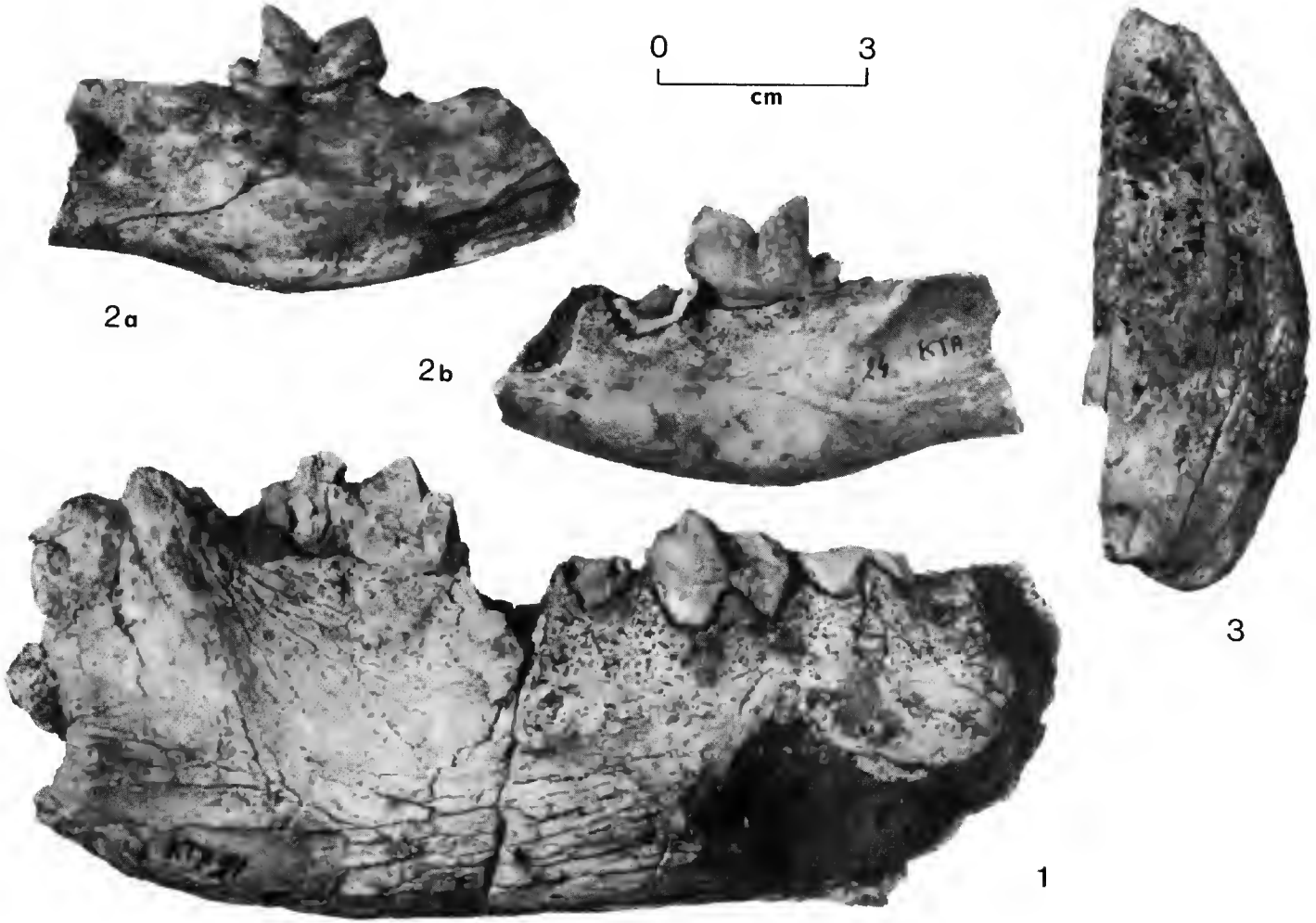


PLANCHE I

PLANCHE II

Hyaenotherium wongii

1 — Hémimandibule droite (C, P_2-P_3, M_1) : a, vue latérale ; b, vue médiale. Kemiklitepe - KTB 90.

2 — Hémimandibule droite (M_1) : a, vue médiale ; b, vue latérale. Kemiklitepe - KTB 5.

3 — Hémimandibule gauche (M_1) : a , vue médiale ; b, vue latérale. Kemiklitepe - KTA 23.

Hyaenotherium wongii : *1. Right hemimandible (C, P_2, P_3, M_1) : a, lateral view ; b, medial view (KTB 90). — 2. Right hemimandible (M_1) : a, medial view ; b, lateral view (KTB 5). — 3. Left hemimandible (M_1) : a, medial view ; b, lateral view (KTA 23).*

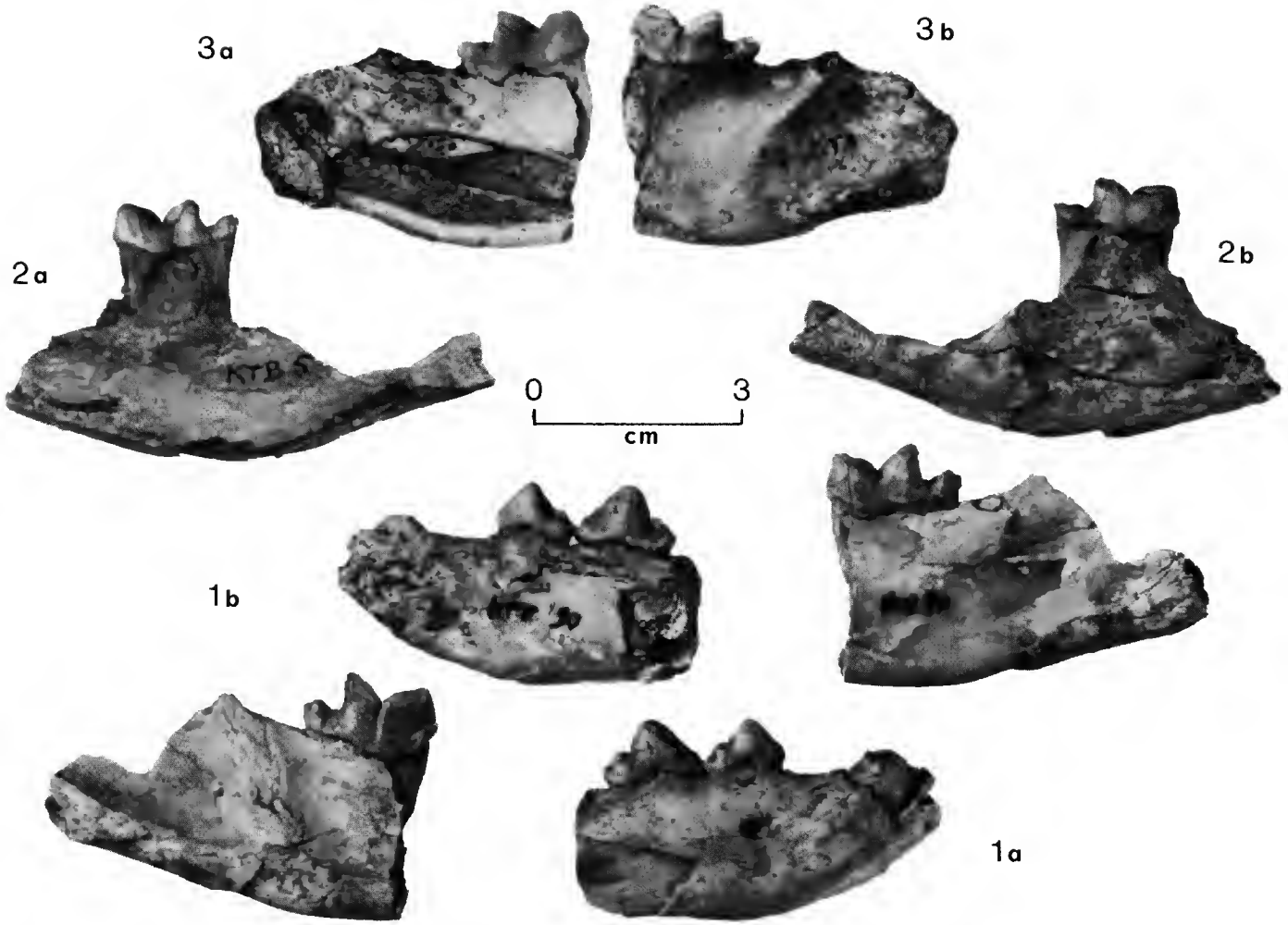


PLANCHE II

PLANCHE III

1 — *Machairodus aphanistus*, hémimandibule droite (C cass., P_3-M_1), vue latérale. Kemiklitepe - KTD 63.

2 — *Machairodus aphanistus*, fragment de maxillaire droit (P^3-P^4) : a, vue latérale ; b, vue occlusale. Kemiklitepe - KTD 63.

3 — ?*Indarctos* sp., troisième incisive supérieure gauche : a, vue mésiale ; b, vue distale. Kemiklitepe - KTA 161.

4 — ?*Indarctos* sp., deuxième incisive supérieure gauche : a, vue mésiale ; b, vue distale. Kemiklitepe - KTA 162.

1. Machairodus aphanistus, *right hemimandible (broken C, P_3-M_1), lateral view (KTD 63).* — *2.* Machairodus aphanistus, *right maxilla (P^3-P^4) : a, lateral view ; b, occlusal view. (KTD 63).* — *3.* ?Indarctos *sp., left third upper incisor : a, mesial view ; b, distal view (KTA 161).* — *4.* ?Indarctos *sp., left second upper incisor : a, mesial view ; b, distal view (KTA 162).*

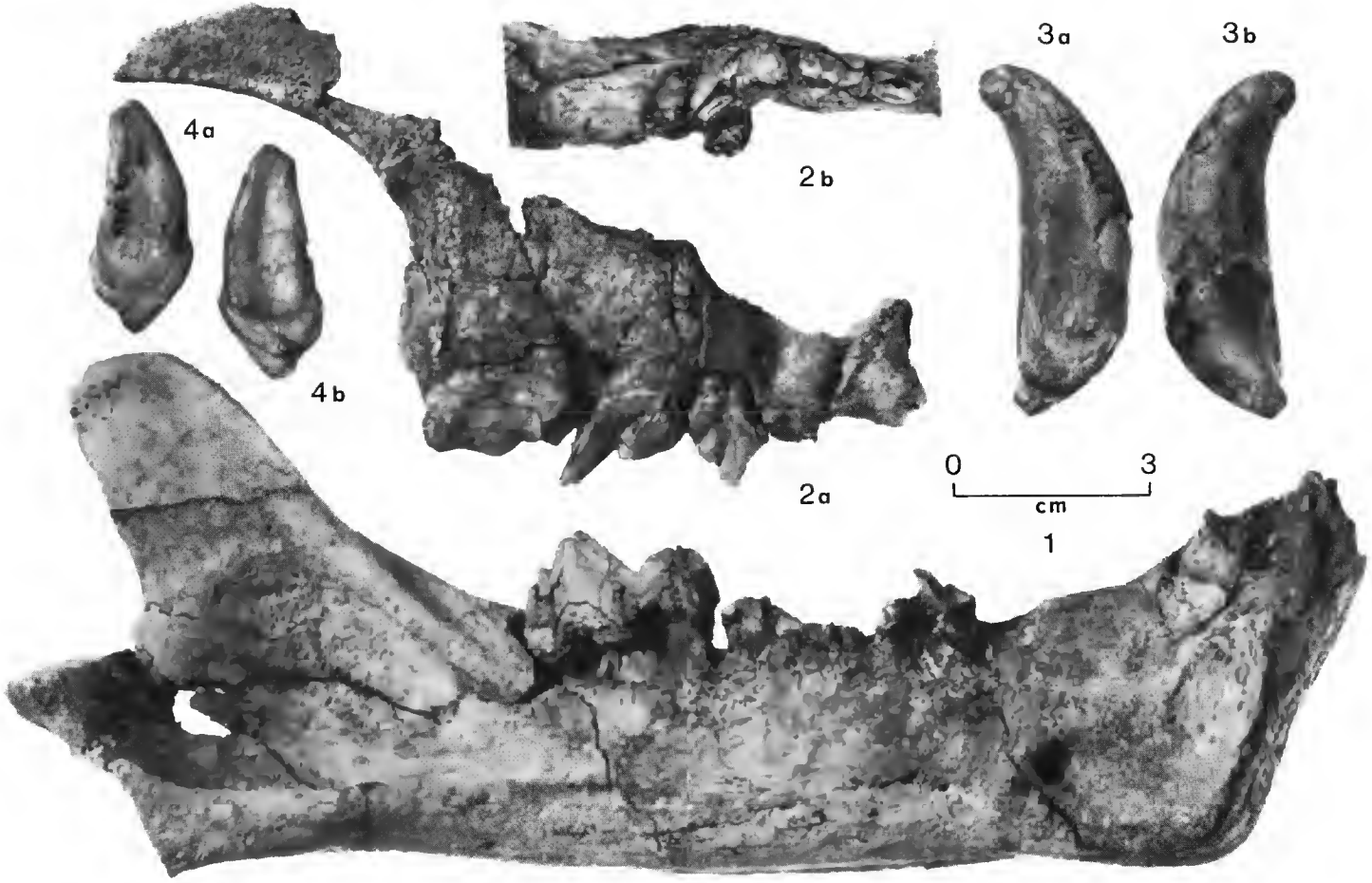


PLANCHE III

PLANCHE IV

Machairodus aphanistus, base du crâne en vue inférieure. Kemiklitepe - KTD 63.

Machairodus aphanistus, *posterior skull in inferior view (KTD 63).*

0 5
cm

PLANCHE IV

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994,
section C, n° 1 : 41-80.

The late Miocene mammal localities of Kemiklitepe, Turkey : 3. Equidae

by George D. KOUFOS and Dimitris S. KOSTOPOULOS

Abstract. — The localities of Kemiklitepe are situated 15 km eastern of Esme (Usak province, Turkey). Two different fossiliferous levels were found and enough fossils have been unearthed. Among them the hipparions from the upper fossiliferous level are a lot, while in the lower one the available hipparion remains are few. In the lower fossiliferous horizon (locality KTD), *H. mediterraneum* and a small-sized hipparion named *Hipparion* sp. have been found. In the upper fossiliferous level (localities KTA-KTB-KTC), *H. mediterraneum*, *H. matthewi* and a large-sized form with similarities to *H. proboscideum* have been found. The comparison of the KTA-KTB hipparions with those from other localities, as well as their morphological features indicate a middle-late Turolian age, MN 12 or 13 for the upper fossiliferous level. The few material of hipparions from KTD cannot allow a precise dating of the lower fossiliferous level.

Résumé. — Les gisements de Kemiklitepe se situent à 15 km à l'est d'Esme (Département d'Usak, Turquie). Deux niveaux fossilifères ont livré d'abondants restes de mammifères. Les hipparions sont abondants dans le niveau supérieur, mais peu nombreux dans le niveau inférieur. Ce dernier (localité KTD) a livré deux espèces déterminées comme *H. mediterraneum* et *Hippparion* sp., tandis que dans le niveau supérieur (localités KTA, KTB et KTC) *H. mediterraneum*, *H. matthewi* et une troisième forme de grande taille similaire à *H. proboscideum* ont été trouvées. Les caractères morphologiques des hipparions de KTA-KTB ainsi que leur comparaison avec ceux d'autres gisements indiquent un âge de Turolien moyen ou supérieur (MN 12 ou MN 13) pour ce niveau. Le peu de matériel provenant de KTD ne permet pas de préciser l'âge du niveau inférieur.

G. D. KOUFOS and D. S. KOSTOPOULOS, *Aristotle University of Thessaloniki. Department of Geology and Physical Geography. Laboratory of Geology and Palaeontology, GR-54006 Thessaloniki, Greece.*

INTRODUCTION

The studied hipparions were found in the area of Kemiklitepe and were collected during two expeditions in the years 1989 and 1990. The localities of Kemiklitepe are situated 2 km south of the village of Karacaahmet, 15 km east of Esme, Usak province (fig. 1). The fossiliferous beds of the area have been discovered in 1945 and the first collected hipparions have been referred to *Hipparion "gracile"* (YALÇINLAR, 1946). The preliminary faunal lists of Kemiklitepe with some biostratigraphical implications were given by OZANSOY (1961, 1969) and two hipparions, *Hipparion mediterraneum* and *Hipparion matthewi* have been determined. Later on some material of hipparions from

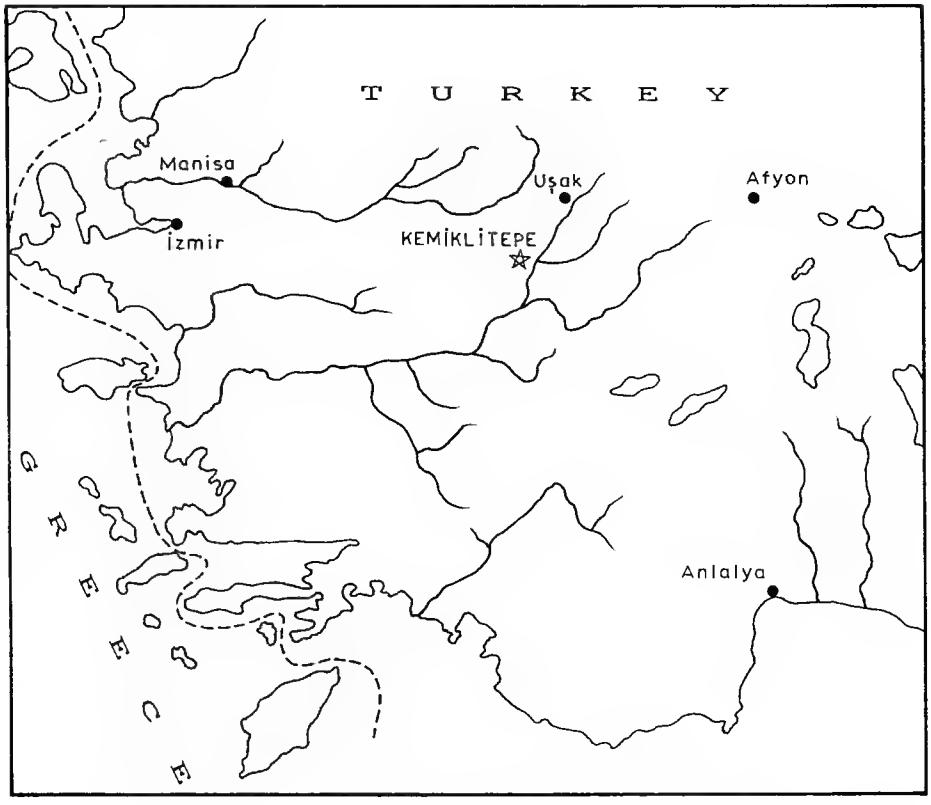


FIG. 1. — Sketch map of the area, indicating the location of the Kemiklitepe localities.

Carte de situation géographique des gisements de Kemiklitepe.

Kemiklitepe has been described as *H. matthewi* and *Hipparion* sp. (TUNA, 1985). The new collected hipparions have been found in two different stratigraphic levels. The lower level, named Kemiklitepe D (KTD), concerns one locality. The upper level is situated 15 m above KTD, it has a larger lateral extension and it was excavated in three localities named Kemiklitepe A, B, C (KTA, KTB, KTC), respectively. The locality KTC has yielded few specimens and no hipparions.

The geological context and the stratigraphy of the area are given by SEN *et al.* (this volume). The Kemiklitepe localities belong to Balciklidere Member of Ahmetler Fm. Balciklidere Member consists of fluvial deposits (conglomerates, marls, sandy marls, limestones) with a thickness of about 200 m. In the Kemiklitepe area the member consists from the bottom to the top of sands (7m), sandy-silty marls (9 m), yellowish-reddish marls (5 m) and sandy marls (7 m) in the top. The fossiliferous level KTD is situated in the upper part of the sands, while that of KTA-KTB is situated in the upper part of the yellowish-reddish marls.

The method (nomenclature, measurements) used for the study of the hipparions is that proposed by EISENMAN *et al.* (1990). In the logarithmic ratio diagrams *H. mediterraneum* from Pikermi is used as standard of comparison (KOUFOS, 1987a).

SYSTEMATIC STUDY

Order PERISSODACTYLA Owen, 1848

Family EQUIDAE Gray, 1821

Genus **HIPPARION** Christol, 1832

Hipparion mediterraneum (Roth & Wagner, 1855)

LOCALITIES : Kemiklitepe A, B, (KTA, KTB), Turkey.

MATERIAL : Part of the skull with P^2-M^3 sin and dex KTA -586 ; part of the skull with P^2-M^2 sin and P^4-M^3 dex, KTB -540 ; P^4-M^1, KTB -501 ; 9 isolated upper cheek teeth, KTA-561, 526, 524, 523, 575, KTB -505, 511, 508, 510 ; P_2-M_3 sin and P_2-P_4 dex, KTB-537 ; 9 isolated lower cheek teeth, KTA-518, 517, 562, KTB-514, 513, 507, 506, 544, 546 ; 4 distal parts of tibia, KTA-505, 552, 580, 586 ; 1 cuneiform I (big cuneiform), KTB -543 ; 1 cuboid, KTA -514 ; 2 navicular, KTA-589, KTB-529 ; 1 proximal part of Mt_{III}, KTB-541 ; 2 distal parts of Mt_{III}, KTA-504, KTB-516.

DESCRIPTION

Two pieces of the skull from KTA-KTB are available; one of them (KTA-586) is better preserved with the complete maxilla and a part of the muzzle. The posterior end of the narial opening is situated above P^2. The palate is short and wide. The index 2/13 (= Palatal length × 100/Palatal breadth between P^4 and M^1) is 174,5 versus 183 for *H. mediterraneum* from Pikermi and 179,5 from Dytiko (Axios valley, Macedonia, Greece), (KOUFOS, 1987a, 1988a). The choanae are wide and their anterior border is situated at the middle of M^2. The right lateral part of KTA-586 is better preserved and the preorbital fossa can be partly distinguished. It is single, oval-shaped and not very deep ; its posterior wall seems well defined. The posterior end of the preorbital fossa is situated above the anterior wall of M^2. The distance orbit-preorbital fossa is short and it can be estimated as being between 25-28 mm. In KTA-586 the frontal part of the right orbit is well preserved and the orbit seems to be rounded. The anterior border of the orbit is situated behind the middle of M^2. The facial crest is well developed and ends anteriorly above the limit between P^4 and M^1.

The toothrows have moderate length, mean length P^2-M^3 = 150 mm. The fossettes of the upper cheek teeth are closed and free except those of the little worn teeth, which are open distally. The enamel plication of the upper cheek teeth is moderate and the plis are short and narrow. The mean plication number for the available teeth is 9.7 for the premolars and 11.5 for the molars. The protocone is elliptical and always free from the protoloph. There is one moderately worn M^3 (KTA-523), in which the protocone is connected with the protoloph. The protocone relatively to the teeth is small (Tab. 1). The pli caballin is elongated and simple ; in one M^3 (KTA-524) it is double. It is usually smaller in the molars than in the premolars. The hypocone is usually elliptical but in the little worn teeth it is narrow and angular posteriorly. There is a narrow and deep distal hypoconal groove while a lingual one is present in all M^3. Most of the available teeth are worn but for two little worn $P^{3,4}$ and one $M^{1,2}$ from KTA-KTB the hypsodonty index is 47-48 and 42 respectively (EISENMAN *et al.*, 1990). The hypsodonty index of SEN *et al.* (1978) is 232-241 for $P^{3,4}$ and 252 for $M^{1,2}$. These values suggest hypsodont teeth.

The lower cheek teeth have moderately developed parastylid which is usually open mesially. The protostylid is less developed and reaches to the half of the tooth's height. The metaconid and metastylid are elliptical-quandrangular. The enamel at the flexidäs borders is usually simple but the

presence of a pli in the distal wall of the preflexid is frequent. The linguaflexid is U-shaped but in the very worn teeth of KTA-533 it is V-shaped. The ectoflexid is narrow and in the molars deep. The pli caballinid is usually absent but in the premolars of KTA-532 and KTB-537 there is a small one. There are two isolated little worn $M_{1,2}$ from KTA-KTB whose hypsodonty index is 50 (EISENMAN *et al.*, 1990) and 219 (SEN *et al.*, 1978), indicating hypsodont teeth.

One proximal and one distal part of Mt_{III} are only known from KTA-KTB. The metatarsal seems to be slender and preserves the facet for cuneiform II.

TABLE I. — Protocone index of hipparions from Kemiklitepe localities.

	P^2		$P^{3,4}$		$M^{1,2}$		M^3	
H. mediterraneum								
KTD	1	17.4	4	22.3	4	27	—	—
KTA—KTB	5	20.8	9	24.4	8	28,3	6	26.9
H. matthewi								
KTA—KTB	1	21.7	3	29.3	5	29,7	2	29.1
Hipparion sp.								
KTA—KTB	1	22.4	3	31.7	2	35,8	—	—

LOCALITY : Kemiklitepe D (KTD), Turkey.

MATERIAL : P^2-M^2 sin, KTD-531 ; P^3-M^1 dex, KTD-530 ; 1 isolated $M^{1,2}$, KTD-527 ; mandible, KTD-533 ; part of the mandible with I_1-M_3 sin and I_1-M_2 dex, KTD-532 ; 2 proximal parts of radius, KTD-535, 537 ; distal part of radius, KTD-504 ; os magnum, KTD-552 ; Mc_{III}, KTD-500 ; distal part of Mc_{III}, KTD-515 ; 3 distal parts of tibia, KTD-536, 507, 538 ; 1 cuneiform I (big cuneiform), KTD-506 ; 2 cuboids, KTD-548, 549 ; 2 naviculars, KTD-546, 550 ; calcaneum, KTD-543 ; 2 distal parts of calcaneum, KTD-505-542 ; 2 astragali, KTD-544, 545 ; 3 Mt_{III} KTD-501, 513, 514 ; 4 proximal parts of Mt_{III}, KTD-503, 508, 509, 512 ; 2 distal parts of Mt_{III}, KTD-511, 516.

DESCRIPTION

The mandible has a relatively short and narrow snout. The average indices 2/7 (= Palatal length/Muzzle breadth) and 16/7 (= Length of diastema P2-I3/Muzzle breadth) are 210.5 and 163 respectively versus 213 and 178 respectively for *Hipparion mediterraneum* from Pikermi (KOUFOS, 1987a) and 214 and 165 respectively for *H. mediterraneum* from Dytiko (KOUFOS, 1988a). The horizontal rami are not very high. The toothrows are moderate (length P_2-M_3 = 148.5 mm). The morphology of the upper and lower cheek teeth from KTD is similar to that from KTA-KTB.

The presence of a lingual hypoconal groove in the upper teeth must be mentioned in the P^3-P^4 of KTD-530, 531. The mean plication number is 14 for the premolars and 16 for the molars. The protocone index is given in Table I. The hypsodonty index cannot be estimated.

The metapodials are slender ; the mean index 11/1 (= Distal articular breadth × 100/Height) from KTD is 16 for Mc_{III} and 14.3 for Mt_{III} respectively, versus 14.9 and 13.1 respectively for Pikermi and 15.1 and 13.7 respectively for Dytiko *H. mediterraneum*. The metatarsals from KTD

have a small facet for cuneiform II ; in 7 available specimens from KTD only one (14.28%) is without this facet. The frequency of Mt_{III} without this facet is 5% for *H. mediterraneum* from DTK (KOUFOS, 1988a).

DISCUSSION

The species *H. mediterraneum* was first described from Pikermi as *Hippotherium gracile* var. *mediterraneum* (ROTH & WAGNER, 1855). Later it was found in various Eurasiatic localities and it is referred as a certain species. The study of the Pikermi material gave the following main

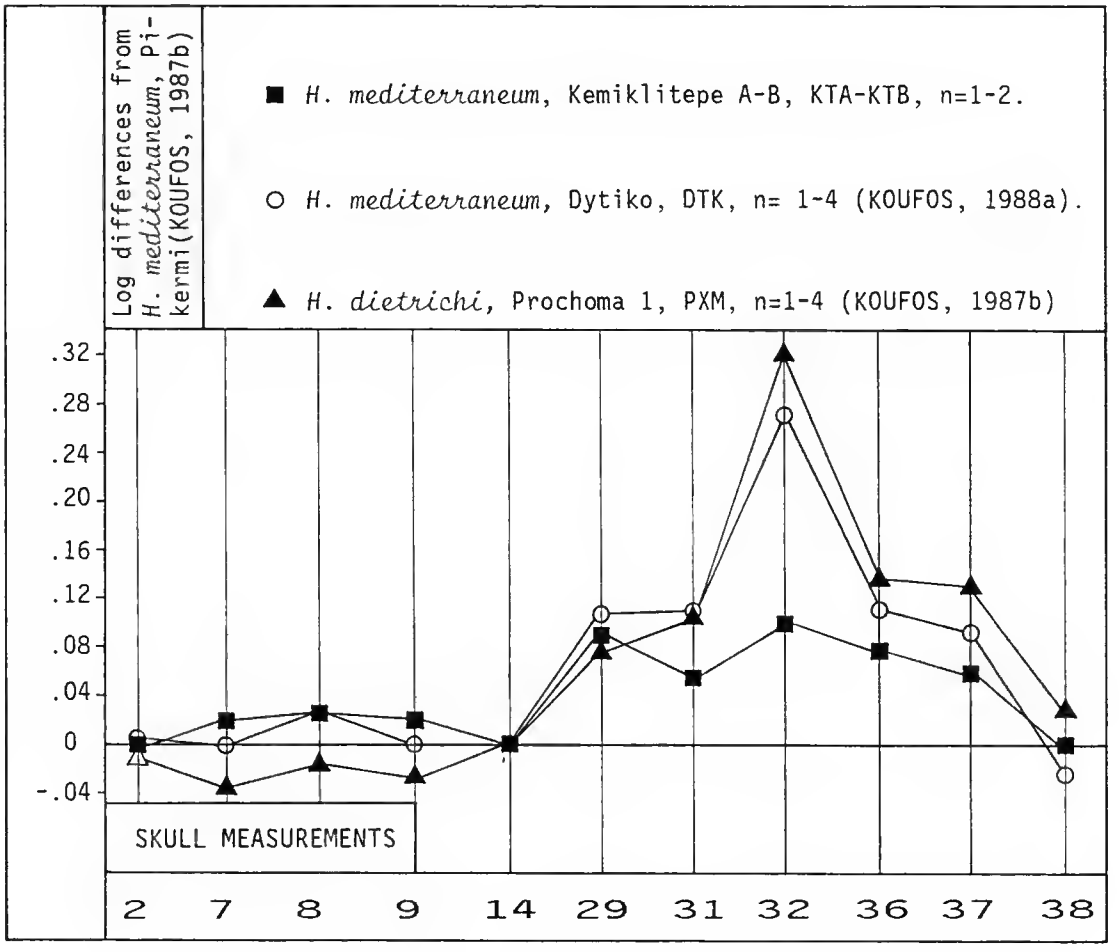


FIG. 2. — Logarithmic ratio diagram comparing the skull of *H. mediterraneum* from Kemiklitepe A-B with that from other localities and *H. dietrichi*.

Diagramme de pourcentage logarithmique pour comparer le crâne de H. mediterraneum *de Kemiklitepe A-B avec ceux d'autres localités et avec* H. dietrichi.

characteristics for this species : middle-size, narrow muzzle, short distance orbit-preorbital fossa, moderate enamelplication, elongated and slender metapodials (KOUFOS, 1987a). These characteristics are clearly observed in the Kemiklitepe medium-sized hipparion. Moreover the same characters have been found in the material from Dytiko (Macedonia, Greece) which was attributed to *H. mediterraneum* (KOUFOS, 1988a) and is very close to the Kemiklitepe material.

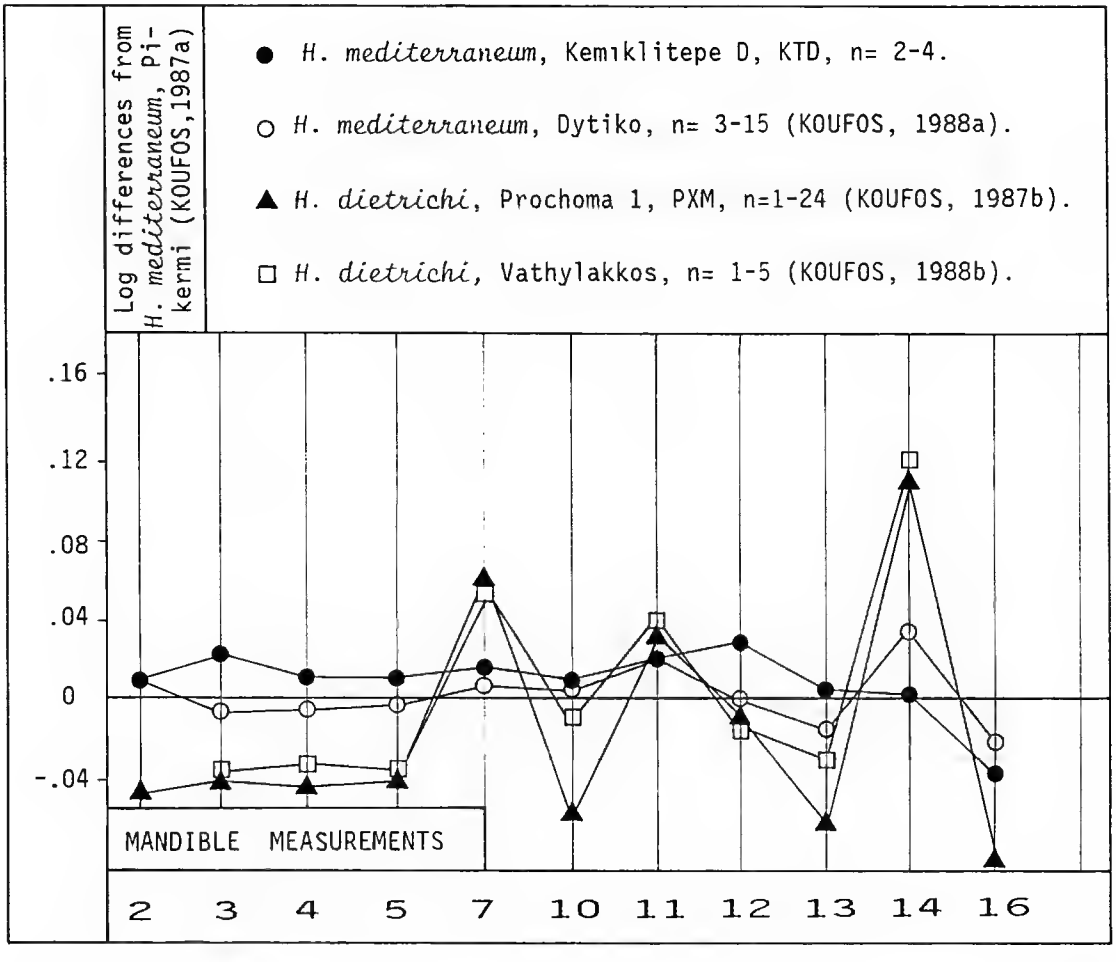


FIG. 3. — Logarithmic ratio diagram comparing the mandible of *H. mediterraneum* from Kemiklitepe D with that from other localities and *H. dietrichi*.

Diagramme de pourcentage logarithmique pour comparer la mandibule de H. mediterraneum *de Kemiklitepe D avec celles d'autres localités et avec* H. dietrichi.

The available pieces of the skull and mandibles from Kemiklitepe are compared with *H. mediterraneum* from Pikermi and Dytiko (fig. 2, 3). The cranial proportions of the Kemiklitepe middle-sized hipparion are very close to *H. mediterraneum* from Dytiko and Pikermi (fig. 3). There is

a difference in the distance orbit-preorbital fossa, which is longer in the Dytiko skull. Although the absolute value of the distance orbit-preorbital fossa in Dytiko skull falls in the range of variation for *H. mediterraneum* from Pikermi (KOUFOS, 1988a). The two available mandibles from KTD have also similar proportions with *H. mediterraneum* from Pikermi and Dytiko (fig. 3). Another middle-sized hipparion common in Turolian of eastern Mediterranean is *H. dietrichi*. The skull proportions of *H. dietrichi* from early Turolian of Macedonia (Prochoma, PXM) are not very different from those of *H. mediterraneum* (fig. 2). The toothrows of *H. dietrichi* are slightly shorter than those of *H. mediterraneum* (measurements 7, 8, 9 in fig. 2) and the preorbital fossa is situated far from the orbit. This position of the preorbital fossa, far from the orbit, exists in the type skull of *H. dietrichi* (SONDAAR, 1971) and in the skulls of *H. dietrichi* from the early Turolian localities of Axios valley,

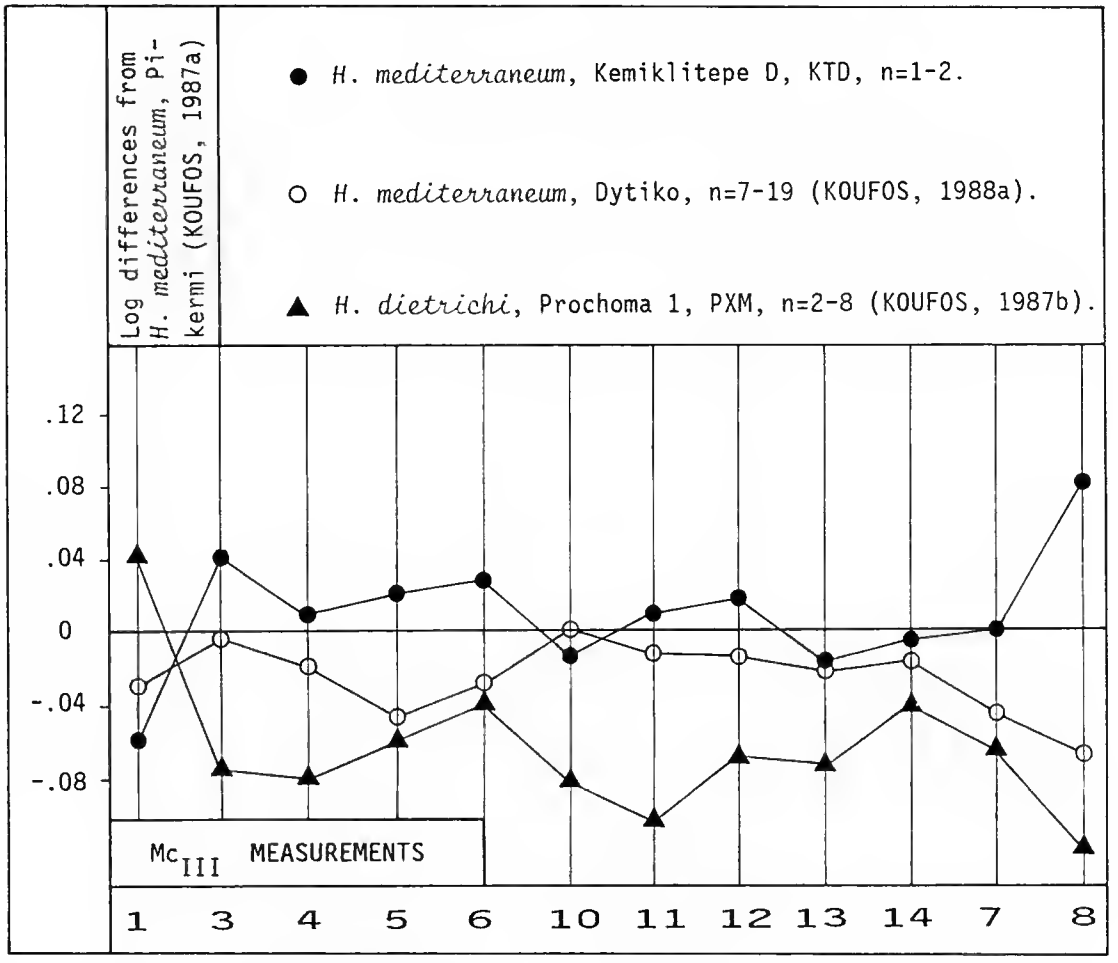


FIG. 4. — Logarithmic ratio diagram comparing the third metacarpal (Mc_{III}) of *H. mediterraneum* from Kemiklitepe D with that from other localities and *H. dietrichi*.

Diagramme de pourcentage logarithmique pour comparer le Mc_{III} de H. mediterraneum *de Kemiklitepe D avec ceux d'autres localités et avec* H. dietrichi.

Macedonia, Greece (KOUFOS, 1987b, 1987c, 1988b). In the mandible the differences between *H. mediterraneum* and *H. dietrichi* are more clear (fig. 3). The toothrows are shorter (measurements 3, 4, 5 in fig. 3) and the muzzle is significantly shorter and wider in *H. dietrichi* (measurements 2, 16, 7, 14 in fig. 3).

The metapodials from Kemiklitepe are few and most of the material are metatarsals. The metacarpals are represented only by one complete specimen from KTD, which is compared with Dytiko and Pikermi material in figure 4. Its dimensions (fig. 4), as well as its indices, given in the description, are very close to those for *H. mediterraneum* from Pikermi and Dytiko. The metacarpals of *H. dietrichi* are longer (measurement 1 in figure 4) and slenderer than those of

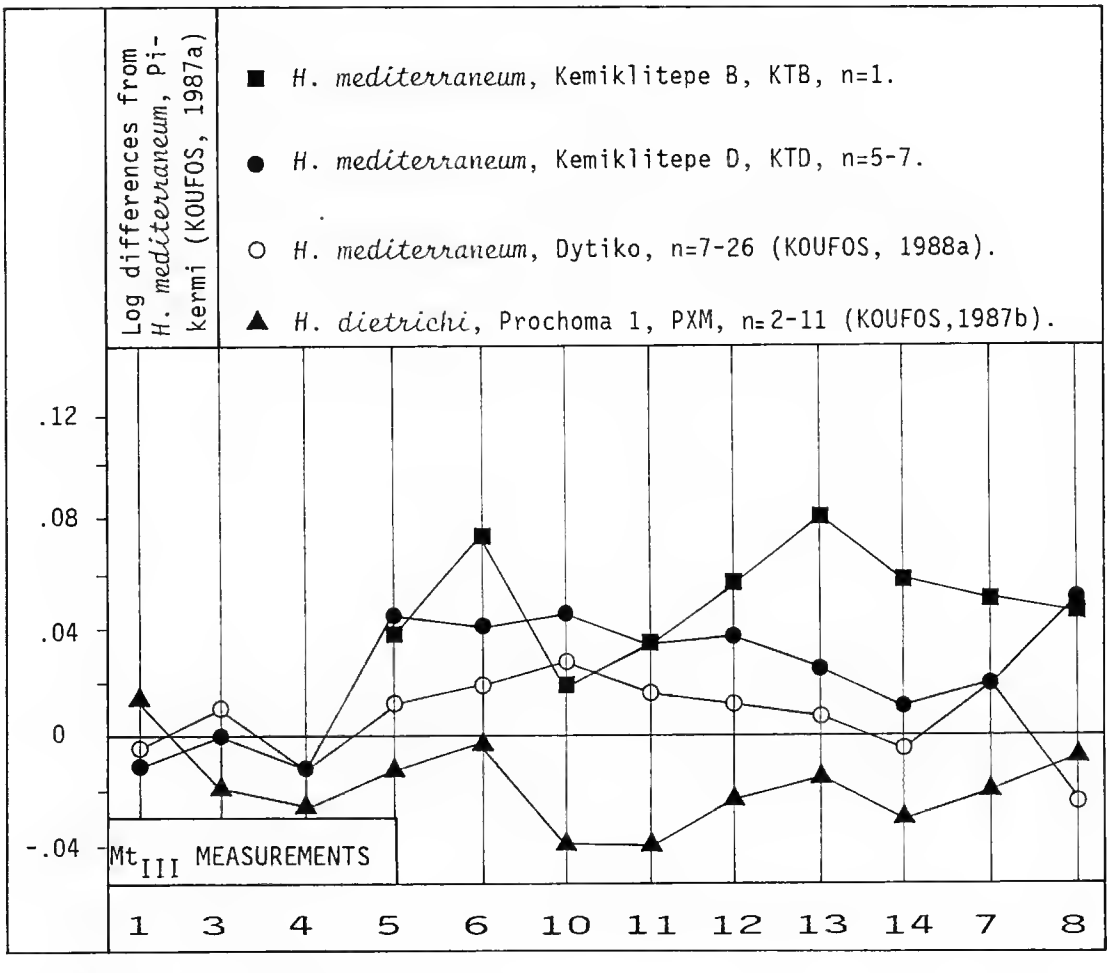


FIG. 5. — Logarithmic ratio diagram comparing the third metatarsal (Mt_{III}) of *H. mediterraneum* from Kemiklitepe localities with that from other localities and *H. dietrichi*.

Diagramme de pourcentage logarithmique pour comparer le Mt_{III} de H. mediterraneum *de Kemiklitepe D avec ceux d'autres localités et avec* H. dietrichi.

H. mediterraneum (fig. 4). The index 11/1 (= Distal articular breadth x 100/Height) for McIII of *H. dietrichi* varies between 13.0-14.4 for the early Turolian material of Axios valley, while for *H. mediterraneum* of Dytiko is 15.1, of Pikermi 14.9 and of KTD 16. The metatarsals from KTD include three complete specimens; from the level KTA-KTB one proximal and one distal part of MtIII are available. Thus the comparison between the two levels is very difficult. Nevertheless in figure 5 the KTA-KTB metatarsal seems to be close to KTD, while both are similar to those from Dytiko and Pikermi. The metapodials of *H. dietrichi* from PXM (early Turolian of Axios valley) are longer and slenderer than those of Kemiklitepe and other localities (fig. 4, 5).

It would be very interesting to compare the middle-sized hipparion from the two fossiliferous levels of Kemiklitepe. However the available material cannot allow such a comparison. There are cranial remains from KTA-KTB versus mandibular ones from KTD, enough metatarsals from KTD versus two pieces from KTA-KTB. Nevertheless the few available data from the morphology of the teeth and metapodials suggest that there are no differences between the middle-sized hipparion from the two levels of Kemiklitepe. However more material from both levels is necessary for certain conclusions.

Hipparion matthewi Abel, 1926

LOCALITIES : Kemiklitepe A, B (KTA, KTB), Turkey.

MATERIAL : Part of the maxilla with P^2-M^3 dex, KTA-533 ; P^3-M^2 sin, KTA -587 ; M^2-M^3 dex, KTB-502 ; 7 isolated upper cheek teeth, KTA -560, 516, 525, 567, 515, 557, 569 ; part of the mandible with I_1-M_3 dex and sin, KTA-537 ; part of the mandible with I_1-M_2 sin and I_1-P_2 dex, KTA-538 ; P_4-M_3 dex, KTA -531 ; P_2 sin in situ, KTA -541 ; M_1-M_2 sin, KTA-576 ; 11 isolated lower cheek teeth, KTA-568, 572, 563, 519, 520, 573, 571, 559, 574, KTB-512, 515 ; 2 Mc_{III} KTA-502, 582 ; proximal part of Mc_{III}, KTB-538 ; 4 distal parts of Mc_{III}, KTA-508, 554, KTB-521, 523 ; 3 distal parts of tibia, KTA-598, 506, KTB-551 ; cuneiform I (big cuneiform), KTB -553 ; cuboid, KTB-554 ; navicular, KTB-552 ; part of calcaneum, KTB -550 ; 3 astragali, KTA-584, KTB -545, 551 ; 3 Mt_{III}, KTA- 503, 500, 501 ; 3 proximal parts of Mt_{III}, KTA -597, KTB-522, 548 ; 8 distal parts of Mt_{III}, KTA-532, 578, 588, 509, 596, KTB-520, 547, 549 ; 2 second phalanges, KTA- 545, KTB-527.

DESCRIPTION

Two mandibles (KTA-537, 538) are available. The snout is short and relatively wide (measurements 2, 7, 16 in figure 6). The index 2/7 (= Palatal length/Muzzle breadth) is 197-202 and the index 16/7 (= Palatal length /Muzzle breadth) is 131 versus 205 and 147.5 respectively for the type and 191 and 130 respectively for Dytiko *H. matthewi* (KOUFOS, 1988a). The toothrows length is small, P_2-M_3 = 118-119,5 mm.

A complete right upper toothrow, another row P^4-M^2 and some isolated teeth, all from the level KTA-KTB are available. The length of the toothrows is : P^2-M^3 = 121.4, mm, P^2-P^4 = 66.0 mm and M^1-M^3 = 55.7 mm. The fossettes of the teeth are free and closed except those of P^2, which are connected in both available teeth (KTA-533, 560). In the little worn teeth (KTA-515-567) the postfossette is open distally. The enamel plication is moderate and the plis are short and narrow. The mean plication number is 16.6 (12-19) for the premolars and 13.0 (9-17) for the molars. The protocone is oval and isolated. In the more worn teeth it tends to be connected with the protoloph ; in P^2 and M^1 of KTA-533 it almost touches the protoloph. The size of the protocone is large

comparatively to the teeth. The protocone index is 21.7 for P^2, 29.3 for $P^{3,4}$, 29.7 for $M^{1,2}$ and 29.1 for M^3. The pli caballin is very small to rudimentary and sometimes it is double or bifurcated. In one of the two available P^2 the pli caballin is triple. The hypocone is elliptical with relatively deep distal hypoconal groove. There is not lingual hypoconal groove. All the available teeth in situ are in medium stage of wear; there are two little worn isolated $M^{1,2}$ for which it is possible to calculate the hypsodonty index. The hypsodonty index of EISENMAN *et al.* (1990) is 36.7-38.7, while the index of SEN *et al.* (1978) is 278-288. These values suggest hypsodont teeth.

The lower cheek teeth are small, the molars being narrower than premolars. The parastylid is moderately developed. There is a protostylid which is very short and reaches to 1/3 of the tooth height (in the isolated teeth). The metaconid is elliptical-triangular, the metastylid rounded-elliptical and the entoconid elliptical. The enamel at the flexid's borders is simple; in the little worn teeth it is possible to distinguish a small pli in the mesial and distal wall of the preflexid. The linguaflexid is open and U-shaped while the ectoflexid is narrow and in the molars very deep reaching the linguaflexid. The pli caballinid is absent. All the available teeth are well worn except one little worn $M_{1,2}$ for which the hypsodonty index of EISENMAN *et al.* (1990) is 44 and that of SEN *et al.* (1978) 247 ; both values suggest hypsodont teeth.

The postcranial remains are mainly metapodials and some pieces of tibia and radiocubitus, as well as some carpals and tarsals. The metapodials are slender and relatively long; the index 11/1 (= Distal articular breadth × 100/Height) is 12.1-12.9 for McIII and 10.7 for MtIII. The studied metatarsals from KTA-KTB are without a facet for cuneiform II. The keel index (SEN *et al.*, 1978) is 112.7 -121,8 (mean = 118.8) for Mc_{III} and 117.9 -128.9 (mean = 123.7) for Mt_{III} versus 119.5 and 125.9 for Dytiko *H. matthewi* (KOUFOS, 1988a). The keel index (Tab. V) is similar to that for Turolian hipparions of Turkey (SEN *et al.*, 1978).

DISCUSSION

The studied material of the small-sized hipparion from KTA-KTB shows great similarities with *H. matthewi*. This species was first described from Samos (ABEL, 1926). The type locality is unknown but it is also referred from Q5 of Samos (SONDAAR, 1971). Later it was found in Turkey (STAESCHE & SONDAAR, 1979), in Maragha (BERNOR,1985), in Bulgaria (FORSTÉN, 1980) and in Macedonia, Greece (KOUFOS, 1988a). *H. matthewi* is characterized by small size, short and narrow snout, simple enamel plication of the upper cheek teeth, elongated and slender metapodials. Similar diagnostic features are also given for *H. matthewi* in a redescription of the type material (BERNOR & TOBIEN, 1989). These characteristics are present in the KTA-KTB material. Moreover the KTA-KTB small hipparion has some morphological characters such as the development of the protocone, parastylid, and protostylid which are very similar to those of *H. matthewi* from Dytiko.

The mandible of KTA-KTB small hipparion is compared with the type and with the samples from Dytiko and Q5 of Samos in figure 6. The type mandible (the measurements of the type come from a cast stored in the Laboratory of Geology and Palaeontology, University of Thessaloniki) seems to be slightly smaller than the studied ones but the general proportions are similar. The similarity with *H. matthewi* from Q5 of Samos and from Dytiko is more clear. Their lines in figure 6 are parallel and very close indicating great proportional similarity.

The metapodials of the KTA-KTB small hipparion are very close to those from Q5 of Samos (fig. 7, 8). Those from Dytiko seems to be somewhat more robust than those of KTA-KTB and Q5 and for that reason they were referred as *H.* cf. *matthewi* (KOUFOS, 1988a). Moreover the few material from all known localities, and the mixing of the old collections of Samos are other reasons which

probably cause these differences. The keel indices for the KTA-KTB metapodials, given in their description, are very close to those for the Turkish Turolian hipparions (SEN *et al.*, 1978).

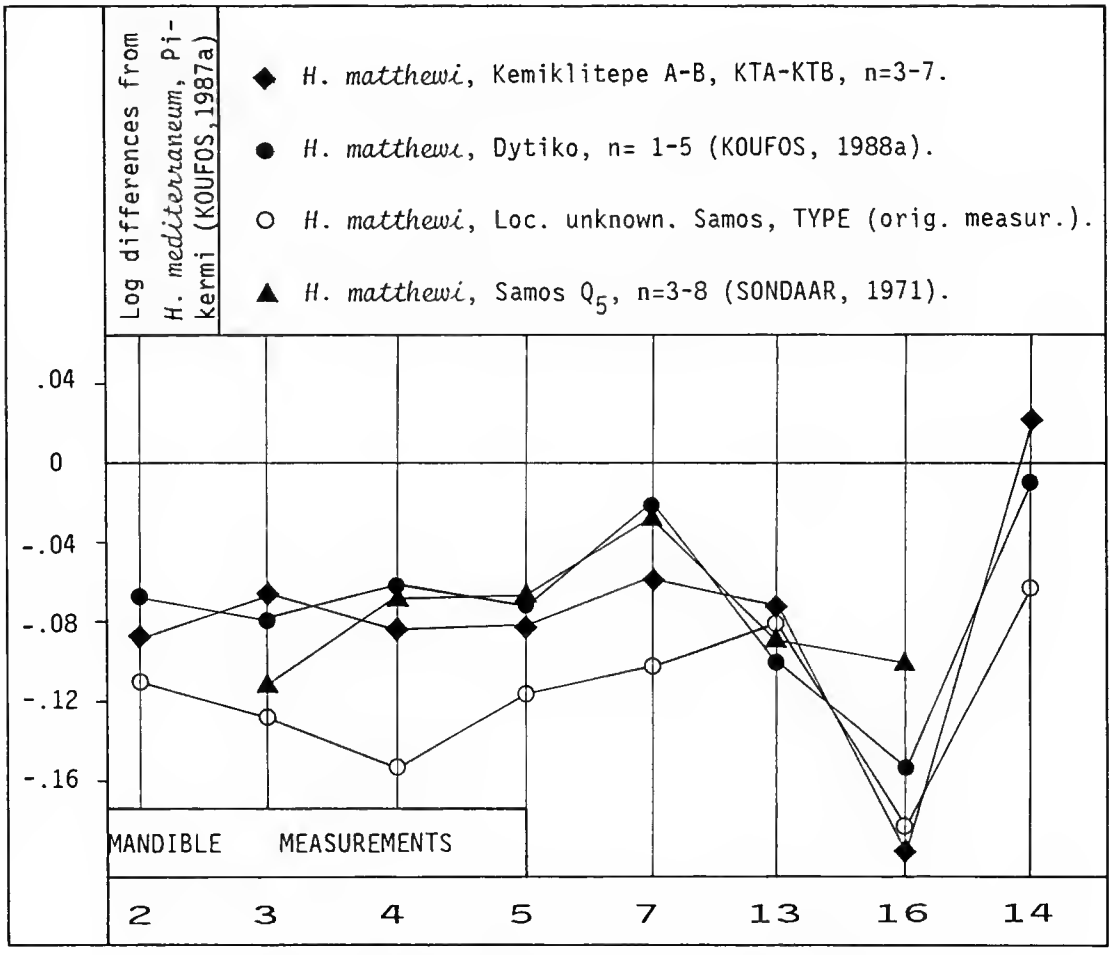


FIG. 6. — Logarithmic ratio diagram comparing the mandible of *H. matthewi* from various localities.

Diagramme de pourcentage logarithmique pour comparer la mandibule de H. matthewi *de diverses localités.*

H. matthewi is also represented by dental remains and metapodials from various Turkish localities, Kinik, Mahmutgazi etc. (STAESCHE & SONDAAR, 1979). This material is characterized by small , hypsodont and moderately plicated teeth with a short and wide protocone. The mean value of the index (= Protocone breadth × 100/Protocone length) is 72 for P3,4 and 68 for M1,2 in the Kinik sample, versus 66.5 and 71.7 respectively for the KTA-KTB material. The metapodials from Kinik are elongated and slender like those of KTA-KTB. Their keel index is similar to that for the KTA-KTB metapodials (Tab. V). The KTA-KTB *H. matthewi* is morphologically similar to that from the Turkish localities; unfortunately there are no measurements in STAESCHE & SONDAAR (1979) for a metrical comparison. The teeth dimensions of KTA-KTB small hipparion (Tab. 9, 10) are very close

to those from Dytiko (KOUFOS, 1988a). The proportions of the protocone are also close, confirming the similarity of the two samples. The hypsodonty indices calculated for the material from KTA-KTB can give only indications about this character. Values such as 278-288 for M1,2 and 247 for M1,2 indicate hypsodont teeth and are very close to the mean values for the Turolian samples (SEN *et al.*, 1978).

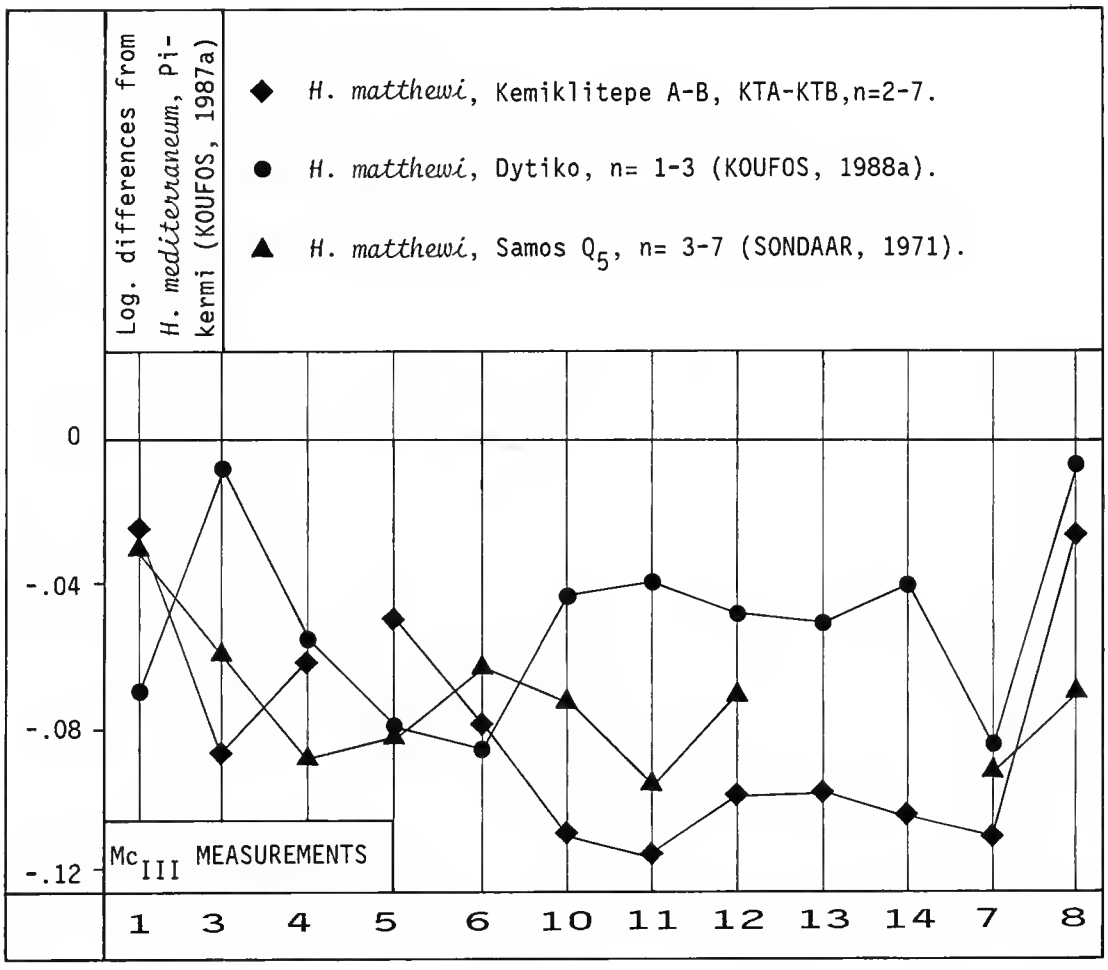


FIG. 7. — Logarithmic ratio diagram comparing the third metacarpal of *H. matthewi* from various localities.

Diagramme de pourcentage logarithmique pour comparer le MMcIII de H. matthewi *de diverses localités.*

Hipparion sp.
(Small-sized)

LOCALITY : Kemiklitepe D (KTD), Turkey.

MATERIAL : Part of the radius with ulna, KTD-502 ; proximal part of radius, KTD-539 ; proximal part of Mt_{III}, KTD-517 ; distal part of Mt_{III}, KTD-510.

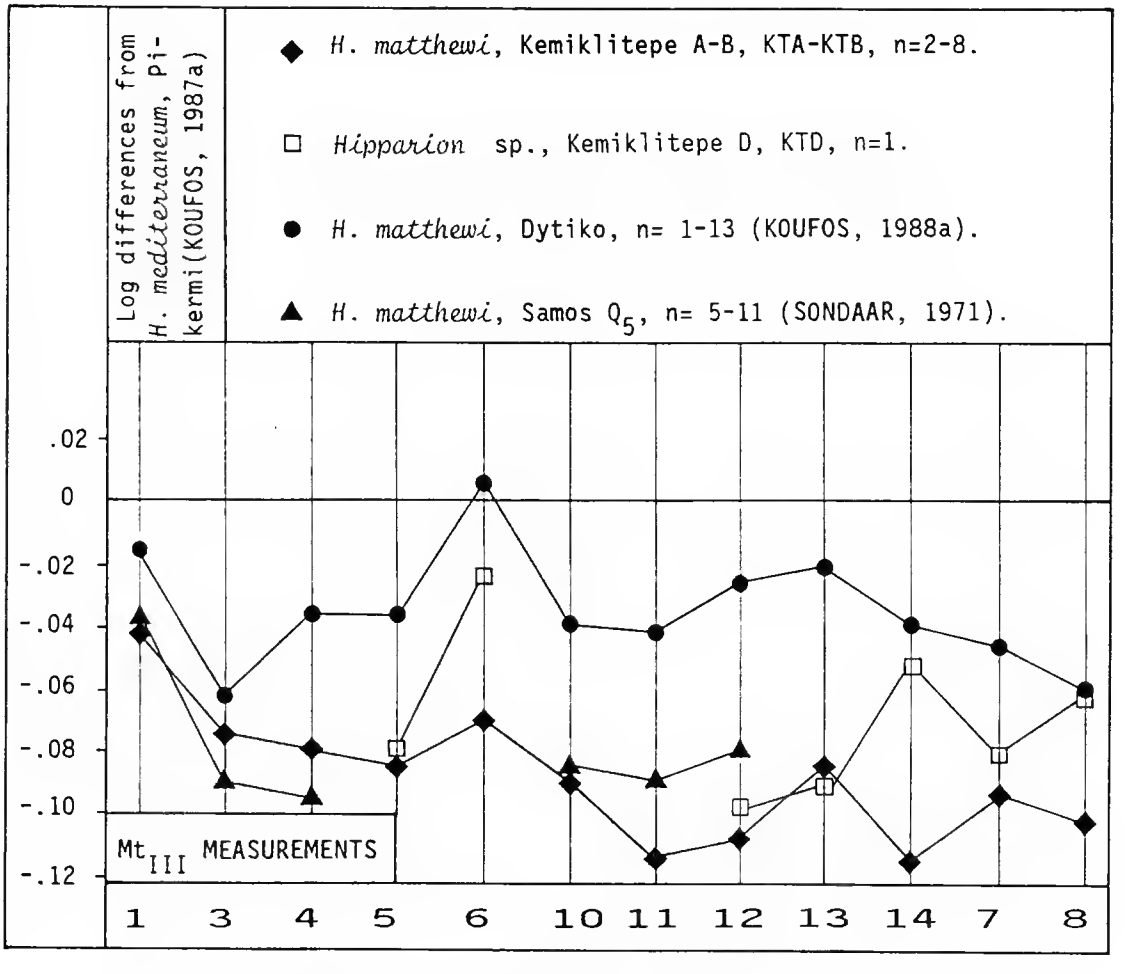


FIG. 8. — Logarithmic ratio diagram comparing the third metatarsal of *H. matthewi* from various localities.

Diagramme de pourcentage logarithmique pour comparer le Mt_{III} de H. matthewi *de diverses localités.*

DESCRIPTION

The postcranial remains from KTD have small size. The keel index of KTD-510 is 125 while KTD-517 has a facet for cuneiform II. Their size is similar to that of *H. matthewi* (fig. 8) but they are also somewhat larger from the material of Q5 from Samos. Another small-sized hipparion known from the late Vallesian-early Turolian of Greece is *H. macedonicum*. The metatarsals from KTD are also similar in size with the metatarsals of this species (Tab. II). Nevertheless the few material from KTD cannot allow at the moment a specific determination and for that reason it is referred as *Hipparion* sp.

TABLE II. — Dimensions of the third metatarsals of *Hipparion* sp. (small-sized) from KTD and *Hipparion macedonicum* from the various localities of Macedonia (Greece).

	Hipparion sp. "Kemiklitepe D" KTD	*Hipparion macedonicum* "Ravin de la Pluie" RPI KOUFOS (1986)	"Ravin des Zouaves 5" RZO KOUFOS (1987c)	"Prochoma" PXM KOUFOS (1987b)
5	30.80	30.00	31.65	30.33
6	26.90	25.00	23.75	25.00
7	28.50	28.50	29.25	27.52
8	7.80	6.20	7.00	7.52
9	3.60	4.50	4.50	3.60
12	22.50	24.10	24.00	22.64
13	18.00	20.40	18.80	18.03

Hipparion sp.

(Large-sized)

LOCALITIES : Kemiklitepe A, B, (KTA, KTB), Turkey.

MATERIAL : Part of the maxilla with P^2-M^1 dex., KTA-510 ; $P^{3,4}$, KTA-564 ; $M^{1,2}$, KTA-521 ; M^3, KTA-522 ; part of the mandible with P_2-M_3 sin and P_2-P_3 dex, KTA-529 ; mandible with I_1-M_3 sin and I_1-P_4 dex, KTA-536 ; right and left mandibular ramus with P_2-M_3, KTA-535 ; Mc_{III} KTA-542; 2 proximal parts of Mc_{III}, KTA-548, 553 ; 3 distal parts of Mc_{III}, KTA-507, 549, KTB-517 ; distal part of tibia, KTA-581 ; cuneiform I (big cuneiform), KTB-530 ; 2 astragali, KTA-547, KTB-528 ; proximal part of Mt_{III}, KTA-577 ; distal part of Mt_{III}, KTA-579 ; 5 first phalanges, KTA-585, 599, KTB-524, 525, 526 ; second phalanx, KTA-511 ; part of second phalanx, KTA-544.

DESCRIPTION

In both available mandibles the ascending ramus is broken and in KTA-529 the snout is absent. The mandible is large with elongated and high horizontal ramus. The snout is long and relatively narrow. The indices 2/7 (= Palatal length/Muzzle breadth) and 16/7 (= Length of diastema P_2-I_3/Muzzle breadth) are 254 and 199 respectively for KTA-KTB versus 213 and 178 respectively for *H. mediterraneum* and 256 and 199 respectively for *H. brachypus* from Pikermi (KOUFOS, 1987a). The index 16/7 is 133-143 for two mandibles of *H. proboscideum* from Andrianos, Samos (KOUFOS & MELENTIS, 1984) and 198 for a mandible from Q1 referred as *H.* cf. *proboscideum* (SONDAAR, 1971). Andrianos ravine and Q1 are possibly the same fossiliferous site.

The upper toothrow is elongated ; the length P^2-P^4 is 94,5 mm. The fossettes are closed and free except those of P2 in KTA-510, which are connected. In the little worn teeth such as P^2 and P^4 of KTA-510 and $M^{1,2}$ of KTA-521, the postfossette is open distally. The enamel plication is moderate but this is probably due to the wear. In the more worn M^1 of KTA-510 the plication is rich, and the plis are narrow but not very deep. The mean plication number calculated for the available teeth is 17.7 for the premolars and 20 for the molars. However these values are not indicative because of the few material and the little worn teeth. The protocone is elongated-triangular in the less worn teeth and elongated-elliptical in the more worn teeth. The protocone index is 22,4 for P^2, 31,7 for $P^{3,4}$ and 35,8 for $M^{1,2}$ indicating a relatively long protocone. It is always free from the protoloph. The pli caballin is large and always double. The hypocone is elliptical and angular posteriorly with open and deep distal hypoconal groove ; a small lingual hypoconal groove is present in P^2 and M^1 of KTA-510 and KTA-521. The hypsodonty index can be calculated for one $P^{3,4}$; that of Eisenman *et al.* (1990) is 52,5, while that of SEN *et al.* (1978) is 198.

The lower toothrow is long ; length P_2-M_3 = 168-174. The premolars are short and wide relatively to the molars. The parastylid is well developed reaching the half of the tooth' s height and in the worn teeth of the mandible KTA-536 it is connected with the protostylid. The last is well developed in all teeth. The metaconid is rounded, the metastylid triangular-elliptical and the entoconid elliptical. The metaconid and metastylid are broad in transverse sense. The pli caballinid is present in the little worn premolars of the mandibles KTA-529, 535 but in the more worn teeth (KTA-536) it is rudimentary or disappeared. The linguaflexid is V-shaped with a pli linguaflexid in the little worn premolars. In the worn teeth the linguaflexid is flat and long. The ectoflexid is narrow and very deep in the molars. In the premolars, it is shorter reaching the posterior wall of the prefossette. There are no available teeth to calculate the hypsodonty indices.

The postcranials are mainly represented by metacarpals while the metatarsals are represented by one proximal and one distal part. The metacarpals are robust; the index 11/1 (= Distal articular breadth × 100/Height) is 18.5 versus 14.8 in *H. mediterraneum* of Pikermi (KOUFOS, 1987a). This value indicates a massive metacarpal. The keel index is 119-123 (mean = 121,5) for Mc_{III} and 127 for Mt_{III} ; these values are similar to those for the Turolian hipparions (SEN *et al.*, 1978).

DISCUSSION

The large-sized hipparion of KTA-KTB is compared with the Turolian large forms of eastern Mediterranean especially those from Samos. Unfortunately the old collections of Samos were mixed and the comparison is very difficult ; moreover the type locality of *H. proboscideum* is unknown. SONDAAR (1971) has distinguished in the Samos hipparions a large-sized form, named *H. proboscideum*, in Q1 and Qx, another one similar to the previous referred as *H.* cf. *proboscideum* from Q4 and another large-sized hipparion from Q_5 referred as *Hipparion* sp. The morphological characteristics of the studied large-sized hipparion are very close to those referred to *H. proboscideum* or to *H.* cf. *proboscideum* as they were revised by KOUFOS (1987c, tab. 1, 2).

In Samos *H. proboscideum* is referred from the localities Q_1, Q4 and Q_x together with *H. dietrichi* and never with *H. matthewi* (SONDAAR, 1971). In Q_5 where *H. matthewi* is present, three mandibles of a large-sized hipparion are referred as *Hipparion* sp. Their general proportions are very similar to those from KTA-KTB (fig. 9). Moreover the morphological characters of these mandibles and teeth from Q_5 are closely related with those of KTA-KTB. According to SONDAAR (1971) this large form from Q_5 is either a variety of *H. proboscideum* or *H. dietrichi*, or a new species. The metacarpals of this form are slenderer than those of Q1 and Q4, as well as of KTA-KTB. This

character is the reason that it was distinguished from *H. proboscideum*. Nevertheless the distinction of the postcranials in Samos is difficult because the material was mixed and no skeleton in connection is known. No skull remains of this large form from Q5 are known. This makes difficult the attribution to *H. proboscideum*, characterized by long muzzle and double preorbital fossa. Thus rightly SONDAAR (1971) refers this as *Hipparion* sp. Another mandible (AMNH 20640) from Q1 is referred to *H.* cf. *proboscideum* (SONDAAR, 1971). The dimensions of this mandible are very close to those from Q5 and not very different than those of KTA-KTB (fig. 9). Two mandibles of a large hipparion referred as *H. proboscideum* were described from Andrianos ravine (Q1) of Samos (KOUFOS & MELENTIS, 1984). The morphological characteristics and the dimensions (fig. 9) of these mandibles are close to those from KTA-KTB and fit very well with those from Q1 and Q4. There is only one

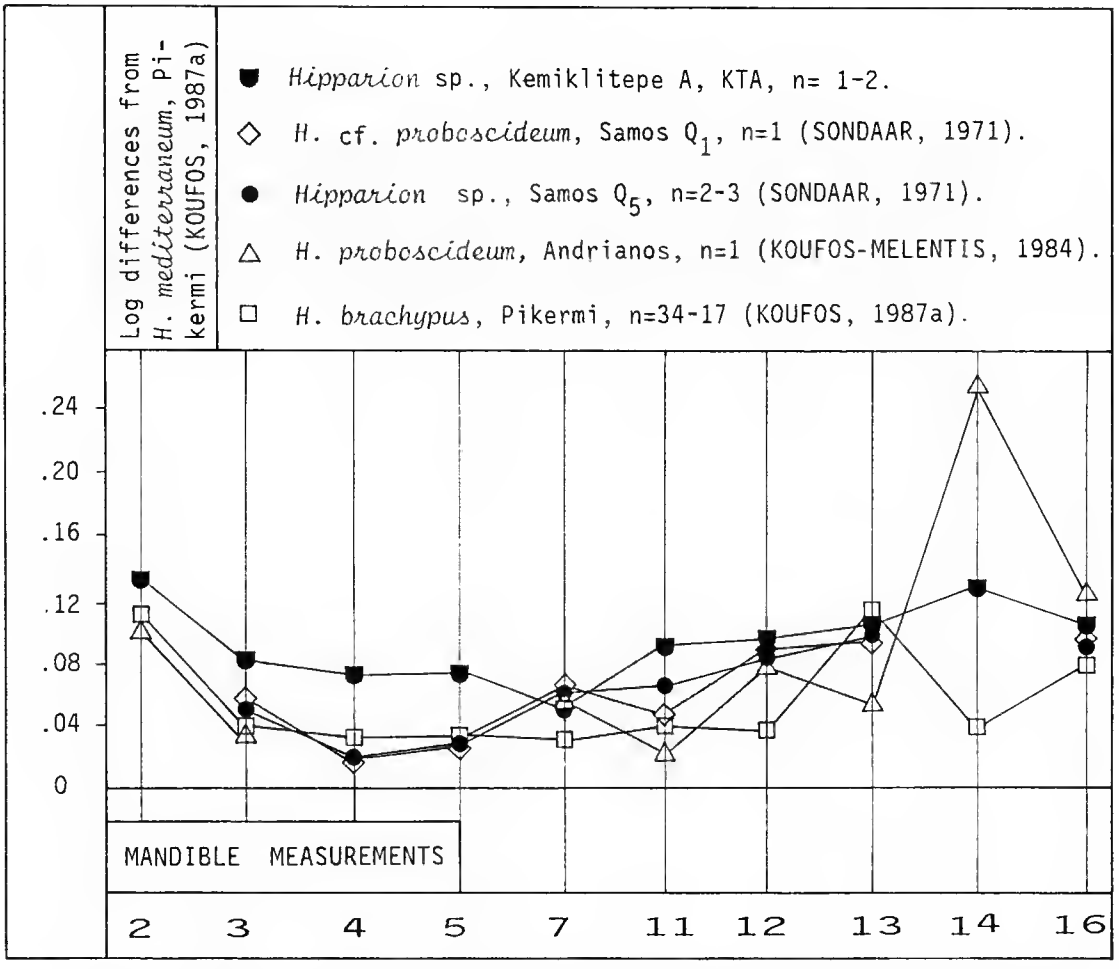


FIG. 9. — Logarithmic ratio diagram comparing the mandible of *Hipparion* (large-sized) from various localities.

Diagramme de pourcentage logarithmique pour comparer la mandibule de Hipparion *(grande taille) de diverses localités.*

difference, the wider muzzle of Andrianos mandible (measurement 14 in figure 9). The KTA-KTB large-sized mandible seems to be slightly larger than the large forms of Samos referred under various names but the known material from each site cannot give certain opinion about their ranges of variation. The metapodials of KTA-KTB are also very close to those from Q1 and Q4 of Samos (fig. 10, 11), which are referred to *H.* cf. *proboscideum* (SONDAAR, 1971).

A large-sized hipparion, referred as *H. proboscideum* was described from the locality "Ravin des Zouaves-5" RZO (Macedonia, Greece) by the frontal part of the skull, two mandibular pieces without the snout and some postcranials (KOUFOS, 1987c). The teeth dimensions and morphology do not differ from those of KTA-KTB. Among the postcranials from RZO there is a complete Mt_{III},

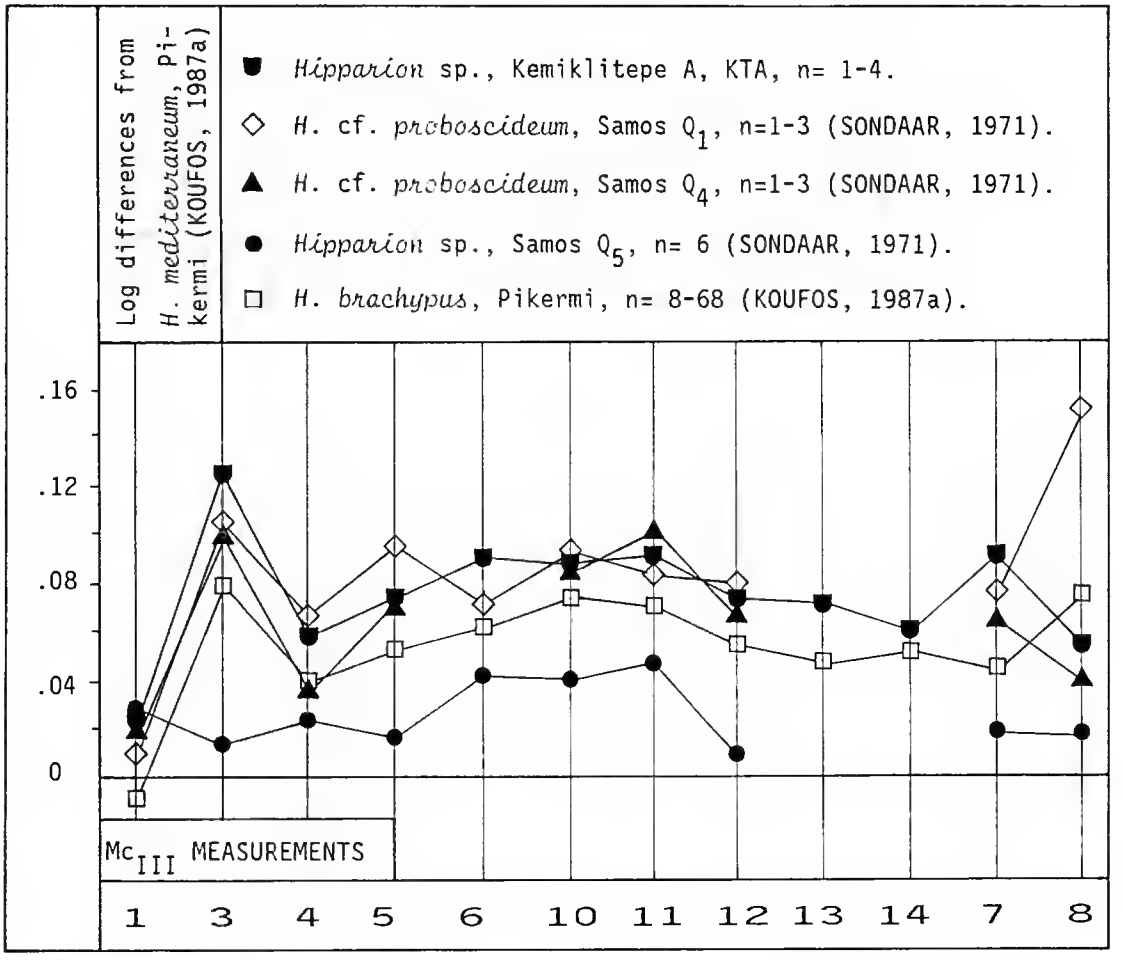


FIG. 10. — Logarithmic ratio diagram comparing the third metacarpal of *Hipparion* (large-sized) from various localities.

Diagramme de pourcentage logarithmique pour comparer le Mc_{III} de Hipparion *(grande taille) de diverses localités.*

which is compared with the remains from KTA-KTB (fig. 11). The latter seems to be slenderer than that of RZO but in both cases the material is very poor.

Another Turolian large-sized hipparion is known from Pikermi under the name *H. brachypus* (KOUFOS, 1987a). The teeth of this species are large with rich enamel plication and in these features it is similar to KTA-KTB. The mandibular dimensions are also similar to those for the large-sized forms from Samos and KTA-KTB (fig. 9) but it differs in the narrower muzzle (measurement 14). The differences in the metapodials with the forms referred as similar to *H. proboscideum* (fig. 10, 11) are more clear. *H. brachypus* has shorter and more robust metapodials than those of Samos and KTA-KTB large-sized hipparion.

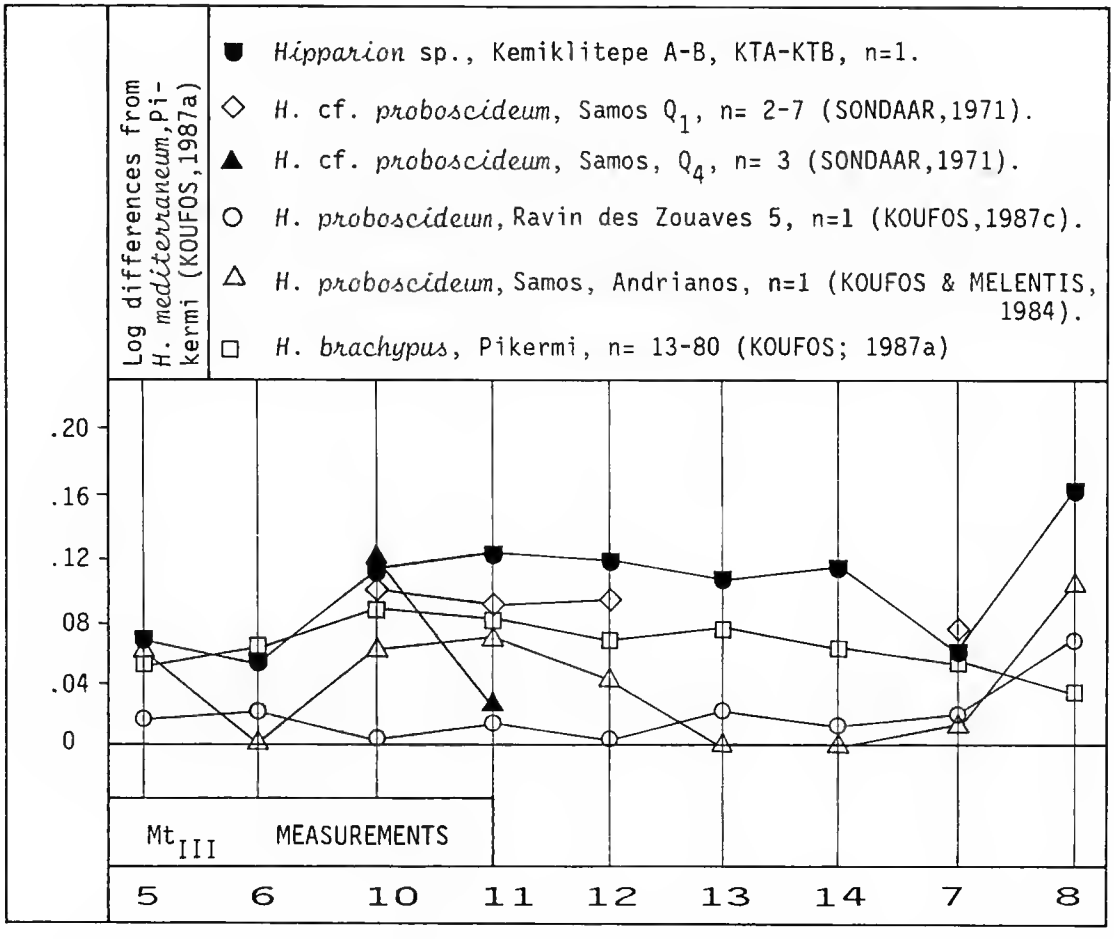


FIG. 11. — Logarithmic ratio diagram comparing the third metatarsal of *Hipparion* (large-sized) from various localities.

Diagramme de pourcentage logarithmique pour comparer le Mt_{III} de Hipparion *(grande taille) de diverses localités.*

The comparison of the KTA-KTB large-sized hipparion indicates that it is close to the Samos large-sized hipparions, especially to that from Q5 referred as *Hipparion* sp. The available material from KTA-KTB cannot allow at the moment a certain determination and for that reason it is better to refer this as *Hipparion* sp., with similarities to *H. proboscideum*.

CONCLUSIONS AND BIOCHRONOLOGY

The determined hipparions from the two fossiliferous levels of Kemiklitepe are as follows :

KTD : *Hipparion mediterraneum*, *Hipparion* sp. (small-sized)
KTA-KTB : *Hipparion mediterraneum*, *Hipparion matthewi* and *Hipparion* sp. (large sized with similarities to *H. proboscideum*).

The comparison between the species identified in both levels is impossible because they yielded few or different skeletal remains from each form represented in each level. All these problems make difficult the recognition of some evolutionary differences between the hipparions of these two fossiliferous levels, which would help us to see if there are age differences between the two levels.

In the early studies of the Kemiklitepe fauna, a late Miocene or "Pontian" age has been proposed for the fauna collected from the upper fossiliferous level (KTA-KTB), (YALÇINLAR, 1946; OZANSOY, 1969). The new collection of hipparions provides some data about the age of the fauna.

Several characters of hipparions have been used for an age determination. Among them is the hypsodonty which increases from Vallesian to Turolian forms (SEN *et al.*, 1978). Measurable teeth are only known from KTA-KTB *H. mediterraneum*; the calculated hypsodonty index is given in table III. These values of hypsodonty index are very close to those referred for the Turolian localities of Turkey (SEN *et al.*, 1978).

TABLE III. — Hypsodonty index of the hipparions from KTA-KTB and other Turolian localities. Data for Dytiko from KOUFOS (1988) and for Garkin and Kinik from SEN *et.al.* (1978).

	$P^{3,4}$	$M^{1,2}$	$M_{1,2}$
KTA-KTB	236.5	273	228.5
Garkin	210	260	236
Kinik	240	264	258
Dytiko	—	—	230

The protocone index can also help the dating of hipparions; it usually decreases from Vallesian to Turolian (KOUFOS, 1986, 1988a). The calculated protocone index for the Kemiklitepe hipparions is given in table IV. The available data from KTD are very few and they are not representative for the hipparions of this level. The mean protocone index for the KTA-KTB hipparions is more representative and indicates similarities with the Turolian hipparions (fig. 12). The line for KTA-KTB hipparions is very close to those for the Turolian localities of Pikermi, Dytiko and Valdecebro suggesting a similar age. Moreover the protocone index of KTA-KTB is slightly larger than that of Dytiko, indicating an older age.

TABLE IV. — Protocone index of the determined hipparion species from Kemiklitepe.

	P^2		$P^{3,4}$		$M^{1,2}$		M^3	
KTD								
H. mediterraneum	1	17.4	4	22.3	4	27.0	—	
Hipparion sp. (small-sized)	—		—	—	—	—	—	
KTA-KTB								
H. mediterraneum	5	20.8	9	24.4	8	28.2	6	26.9
H. matthewi	1	22.5	3	28.7	2	35.8	—	—
Hipparion sp. (large-sized)	1	21.3	3	29.2	5	30.7	2	30.1
MEAN	7	21.1	15	26.2	15	30.0	8	27.7

In the metapodials the development of the keel, expressed by the keel index, which increases from Vallesian to Turolian hipparions can help to the dating. The increase of the keel index is certain in the Turkish hipparions (SEN *et al.*, 1978) but it is not so clear in the late Miocene hipparions of Axios valley (KOUFOS, 1990). Nevertheless the keel index of the KTA-KTB hipparions is close to Dytiko, Garkin and Kinik sample (Tab. V), which were dated to middle-late Turolian (MN12, 13) The keel index of the KTD metapodials is also similar to the Turolian forms (Tab. V).

TABLE V. — Keel index of the third metacarpal and metatarsal of hipparions from various localities.

LOCALITY	McIII		MtIII	
	n		n	
KTD	3	126.4	6	130.5
KTA-KTB	12	119.6	12	124.2
Dytiko	17	119.2	34	126.8
Kinik	4	121.5	7	129.7
Concud	4	121.5	4	130.0
Garkin	8	121.7	—	126.3
Prochoma	11	119.6	10	123.7
Ravin des Zouaves-5	1	118.9	8	126.6
Kayadibi	4	119.0	2	128.5
Essme Akca	9	115.9	17	122.7
Ravin de la Pluie	1	116.0	4	121.7

Data from SEN *et al.* (1978) and KOUFOS (1990).

In eastern Mediterranean, *H. mediterraneum* is known from Pikermi, Dytiko (Macedonia, Greece) and from the localities of Kalimanci and Kromidovo (Bulgaria); all these sites have been dated to middle-late Turolian (KOUFOS, 1990 ; FORSTEN, 1985). In Pikermi, *H. mediterraneum* is accompanied by the large-sized and robust *Hipparion brachypus*, which is different from the KTA-KTB large-sized species. Nevertheless the material from Pikermi belongs to old collections, which were mixed and may be it comes from various levels. In Dytiko, *H. mediterraneum* was found together with *H. matthewi*. The similarity of KTA-KTB *H. matthewi* with the Dytiko one suggests a similar age. On the other hand KTA-KTB *H. matthewi* is close to *H. matthewi* from Q5 of Samos. The last is considered as late Turolian MN 13 (SONDAAR, 1971 ; SEN *et al.*, 1978 ; SEN, 1986) and a

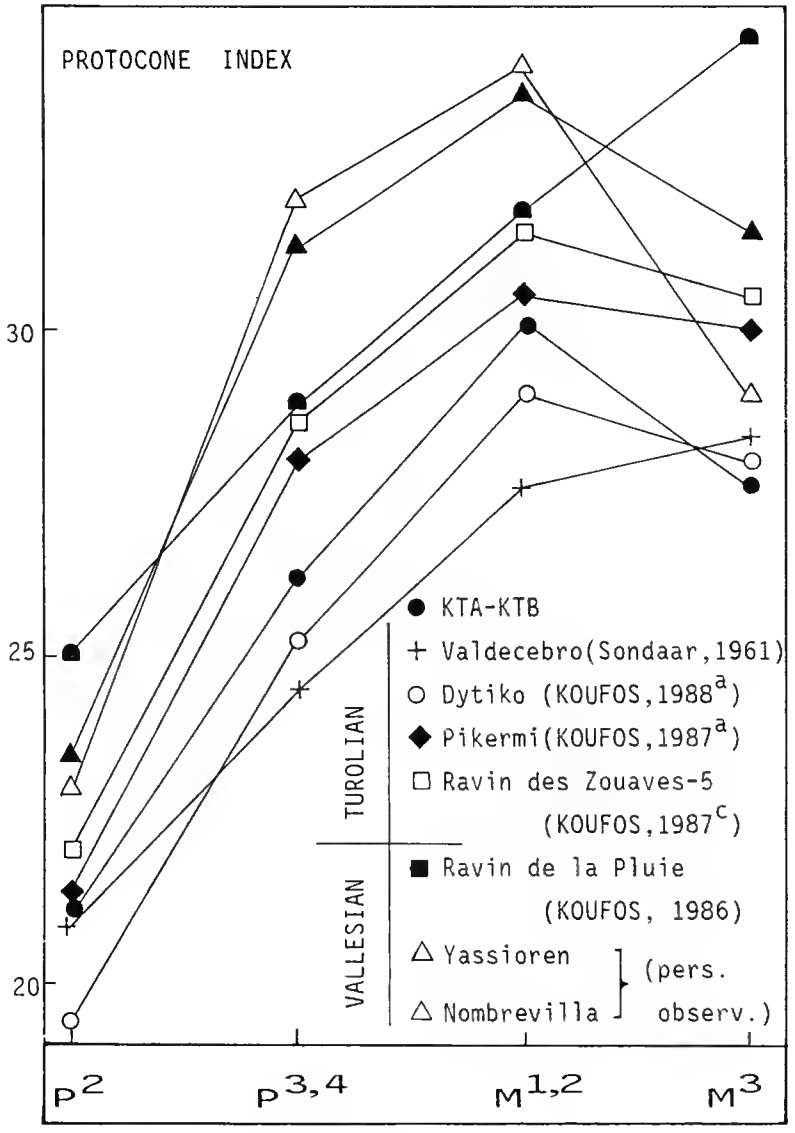


FIG. 12. — Protocone index for the hipparions from various late Miocene localities.

Indice de protocône chez les hipparions de diverses localités du Miocène supérieur.

similar age is possible for the upper fossiliferous level of Kemiklitepe. The presence of a large-sized hipparion similar to that of KTA-KTB is also referred from Q5 of Samos (SONDAAR, 1971). Moreover *H. matthewi* is referred from the Turkish localities of Kinik Faunal Group (Turkey), which was dated to late Turolian (STAESCHE & SONDAAR, 1979). The similarity of some indices of the

teeth and metapodials with those of Kinik and Garkin hipparions suggests also a middle-late Turolian age. Kinik is considered as the type locality and *H. matthewi* as the characteristic species of Zone-4 of mediterranean hipparions (SEN *et al.*, 1978), referred to MN 12 and MN 13. *H. matthewi* is also known from the upper faunal level of Maragha Fm.(upper Maragha), which belongs to MN 12 (BERNOR *et al.*, 1980). Based on the hipparions, the age of the upper fossiliferous level of Kemiklitepe can be considered as being between MN 12 and MN 13.

The available hipparions from the lower fossiliferous level cannot help to the dating. The only certain species is *H. mediterraneum*, while the small-sized form is represented by very few specimens. *H. mediterraneum* from KTD seems to be similar to that from KTA-KTB, but the available specimens of skeleton from each level make the comparison difficult and the results uncertain. The few remains from KTD have some characters of the Turolian hipparions. However with the available material of hipparions from KTD it is impossible, at the moment, to suggest a more precise age for the second fossiliferous level of Kemiklitepe.

Acknowledgements

The first author (G. K.) thanks very much Dr S. SEN, who invited him to take part in the expedition to Turkey. He also thanks Prof. H. DE BRUIJN, who carried with his car the material to Thessaloniki, Prof. N. DALFES for his help during the trip in Turkey and Mr MOUCHELIN for cleaning part of the material. V. EISENMAN and P. Y. SONDAAR contributed to this study by their helpful comments.

REFERENCES

ABEL, O., 1926. — Die Geschichte der Equiden auf dem Boden Nord-amerikas. *Verh. zool.-bot. Ges. Wien*, **74** : 150-164.

BERNOR, R. L., 1985. — Systematic and evolutionary relationships of the hipparionine horses from Maragheh, Iran (late Miocene, Turolian age). *Palaeovertebrata*, **15** : 173-269.

BERNOR, R. L., & H. TOBIEN, 1989. — Two small species of *Cremohipparion* (Equidae, Mammalia) from Samos, Greece. *Mitt. bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.*, **29** : 207-226.

EISENMAN, V., M. T. ALBERDI, C. DE GIULI & U. STAESCHE, 1990. — *In* : M. WOODBURNE & P. SONDAAR (eds), "Studying fossil horses", vol. 1 : Methodology, Leiden, Brill.

FORSTEN, A., 1978. — A review of Bulgarian Hipparion (Mammalia, Perissodactyla). *Geobios*, **11** (1) : 31-41.

KOUFOS, G. D., 1986. — Study of the Vallesian hipparions of the lower Axios valley (Macedonia, Greece). *Geobios*, **19** : 61-79.

— 1987a. — Study of the Pikermi hipparions. Part 1 : Generalities and taxonomy. *Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris*, 4e sér., sect. C, **9** : 197-252. Part II : Comparisons and odontograms. *Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris*, 4e sér., sect. C, **9** : 327-363.

— 1987b. — Study of the Turolian hipparions of the lower Axios valley (Macedonia, Greece). 2. Locality "Prochoma 1" (PXM). *Paläont. Z.*, **61** : 339-358.

— 1987c. — Study of the Turolian hipparions of the lower Axios valley (Macedonia, Greece). 1. Locality "Ravin des Zouaves-5" (RZO). *Geobios*, **20** : 293-312.

— 1988a. — Study of the Turolian hipparions of the lower Axios valley (Macedonia, Greece). 4. Localities of Dytiko. *Palaeovertebrata*, **18** : 188-239.

— 1988b. — Study of the Turolian hipparions of the lower Axios valley (Macedonia, Greece). 3. Localities of Vathylakkos. *Paleontol. Evol.*, **22** : 15-39.

— 1990. — The hipparions of the lower Axios valley (Macedonia, Greece). Implications for the Neogene stratigraphy and the evolution of hipparions. *In* : E. H. LINDSAY, V. FAHLBUSCH & P. MEIN (eds), "European Neogene Mammal Chronology", 321-338, New York, Plenum Press.

KOUFOS, G. D., & J. MELENTIS, 1984. — The late Miocene (Turolian) mammalian fauna of Samos island (Greece). Study of the collection of Palaeontological Museum of Mytilinii, Samos. 2. Equidae. *Sci. Ann. Fac. Phys. Math., Univ. Thessaloniki*, **24** : 47-78.

MEIN, P., 1990. — Updating of MN Zones. In : E.H. LINDSAY, V. FAHLBUSCH & P. MEIN (eds), "European Neogene Mammal Chronology", 321-338, New York, Plenum Press.

OZANSOY, F., 1961. — *Hyaena senyüreki* Ozansoy du Pliocène supérieur et la répartition du genre *Hyaena* dans le système pliocène de Turquie. *Bull. Min. Res. Expl. Inst. Turkey*, **57** : 97-120.

— 1969. — Sur la longévité des faunes à *Hipparion* et les faunes de vertébrés fossiles dans la région de la mer égée anatolienne. *Bull. Min. Res. Expl. Inst. Turkey*, **72** : 130-134.

ROTH, J., & A. WAGNER, 1855. — Die fossilen knochenüberreste von Pikermi in Griechenland. *Abh. bayer. Akad. Wiss.*, **7** : 371-464.

SEN, S., 1986. — Contribution à la magnétostratigraphie et la paléontologie des formations continentales néogènes du pourtour Méditerranéen. Implications biochronologiques et paléobiologiques. Thèse Doct. d' Etat, Univ. Paris VI, 1-209.

SEN. S., P. SONDAAR, & U. STAESCHE, 1978. — The biostratigraphical applications of the genus *Hipparion* with special references to the Turkish representatives. *Proc. K. ned. Akad. Wet.*, ser. B, **81** : 370-385.

SONDAAR, P., 1971. — The Samos *Hipparion*. *Proc. K. ned. Akad. Wet.*, ser. B, **74** : 417-441.

STAESCHE, U., & SONDAAR, P., 1979. — *Hipparion* aus dem Vallesium und Turolium (Jungtertiär) der Türkei. *Geol. Jb.*, B, **33** : 35-79.

TUNA, V., 1985. — Kemiklitepe (Usak-Esme) omurgali faunasi Hipparionlarinda odontolojik degisimler. *Türk. Jeol. Kur. Bül.*, C, **28**: 47-54.

YALÇINLAR, I., 1946. — Une faune de vertébrés miocènes aux environs d'Esme (Turquie, vallée du Méandre supérieur). *Rev. Fac. Sci., Univ. Istanbul.*, ser. B, **11** : 124-130.

STATISTIC TABLES

TABLE 1. — *Hipparion mediterraneum*, Kemiklitepe A and B, Turkey, skull. 2. Palatal length : middle of the line connecting the anterior borders of P^2 to anterior border of choane ; 7. Premolar length (alveolar) ; 8. Molar length (alveolar) ; 9. Toothseries length (alveolar) ; 13. Palatal breadth between P^4 and M^1 ; 14. Minimal muzzle breadth ; 29. Dorsoventral diameter of the orbit (perpendicular to 28) ; 31. Cheek length: posterior end of the narial opening - anterior border of the orbit ; 32. Distance orbit - preorbital fossa (PF) ; 33. Length of PF ; 35. Height of PF (perpendicular to 33) ; 36. Distance ventral border of PF-crista facialis ; 37. Distance infraorbital foramen - alveoles of the toothseries.

H. mediterraneum						
SKULL	n	x	min.	max.	s	v
2	2	104.00	101.0	107.0	4.24	4.07
7	3	82.43	80.0	84.3	2.21	2.68
8	3	66.93	65.0	68.7	1.86	2.78
9	2	150.10	149.5	150.7	0.85	0.56
13	2	59.50	59.0	60.0	0.71	1.19
14	1	35.00				
29	1	49.50				
31	1	135.00				
32	2	27.50	25.0	30.0	3.54	12.87
33	1	60.00				
35	1	42.00				
36	1	35.00				
37	1	50.00				
38	1	80.00				

n = number ; x = mean ; min. = minimum ; max. = maximum ; s = standard error ; v = variance coefficient.

TABLE 2. — *Hipparion mediterraneum*, *Hipparion matthewi* and *Hipparion* sp. (large-sized), Kemiklitepe A, B and D, Turkey, mandible. 2.Muzzle length: middle of the line connecting the anterior borders of P_2 to a point situated between the two I_1 ; 3. Premolar length (alveolar) ; 4. Molar length (alveolar) ; 5.Toothseries length (alveolar) ; 7. Muzzle breadth: breadth at the posterior borders of I_3 ; 10. Height of the jaw behind M_3 ; 11. Idem between P_4 and M_1 ; 12. Idem in front of P_2 13. Symphysis length ; 14. Minimal breadth of the symphysis ; 16. Length of diastema P_2-I_3.

Hipparion sp.						
MANDIBLE	n	x	min.	max.	s	v
2	1	140.00				
3	2	89.15	83.30	90.00	1.20	1.34
4	2	81.05	78.10	84.00	4.17	5.14
5	2	170.95	167.90	174.00	4.31	2.52
7	1	55.00				
10						
11	1	74.00				
12	1	56.00				
13	1	90.00				
14	1	23.50				
15						
16	1	109.50				
H. matthewi						
MANDIBLE	n	x	min.	max.	s	v
2	4	79.62	75.00	85.00	5.21	6.54
3	6	62.84	60.40	67.55	2.92	4.64
4	4	56.72	56.20	57.00	0.37	0.65
5	4	118.80	118.00	119.50	0.62	0.52
7	3	40.50	37.50	42.00	2.59	6.39
10						
11						
12						
13	3	52.76	50.00	55.00	2.54	4.81
14	3	18.50	17.40	19.10	0.95	5.13
15						
16	1	55.00				

H. mediterraneum						
MANDIBLE	n	x	min.	max.	s	v
2	2	105.50	103.00	108.00	3.53	3.34
3	4	77.70	75.00	80.30	2.60	3.34
4	3	70.30	69.25	70.90	0.90	1.28
5	3	147.10	145.00	149.60	2.32	1.59
7	2	50.10	49.50	50.70	0.84	1.67
10	2	88.25	87.00	89.50	1.76	1.99
11	2	63.10	62.50	63.70	0.84	1.33
12	3	47.60	46.40	49.00	1.30	2.73
13	2	71.50	68.00	75.00	4.94	6.90
14	2	17.75	15.50	20.00	3.18	17.91
15						
16	2	79.75	76.50	83.00		5.75

TABLE 3. — *Hipparion* sp. (large-sized), Kemiklitepe A and B, Turkey, upper permanent cheek teeth. L_o = occlusal length, B_o = occlusal breadth, L_p = protocone length, B_p = protocone breadth, E..F. = enamel formula.

P^2	n	x	min.	max.	s	v
Lo	1	36.50				
Bo	1	24.10				
Lp	1	8.20				
Bp	1	5.00				
E.F.	1			7.00, 4.00, 2.00, 1.00		
				2.00		
$p^{3,4}$	n	x	min.	max.	s	v
Lo	3	29.26	26.80	31.00	2.19	7.48
Bo	3	24.30	22.00	25.50	1.99	8.19
Lp	3	8.46	6.10	9.80	2.05	24.23
Bp	3	4.43	3.20	5.10	1.07	24.15
E.F.	2			4.00, 6.00, 5.50, 1.00		
				2.00		
$M^{1,2}$	n	x	min.	max.	s	v
Lo	2	27.10	26.60	27.60	0.70	2.58
Bo	2	22.95	21.40	24.50	2.19	9.54
Lp	2	9.70	9.50	9.90	0.28	2.88
Bp	2	4.20			0.00	0.00
E.F.	2			3.50, 7.00, 6.00, 1.50		
				2.00		
M^3	n	x	min.	max.	s	v
Lo	1	26.00				
Bo	1	18.00				
Lp						
Bp						
E.F.						

TABLE 4. — *Hipparion* sp. (large-sized), Kemiklitepe A and B, Turkey, lower permanent cheek teeth. L_o = occlusal length, B_o ant. = anterior occlusal breadth, B_o post. = posterior occlusal breadth, L_{prf} = preflexid length, L_{pstf} = postflexid length. E.F. =enamel formula.

P_2	n	x	min.	max.	s	v
Lo	6	32.85	32.10	33.70	0.57	1.73
Bo ant.	6	11.85	11.20	12.50	0.47	3.96
Bo pos.	6	13.58	12.70	14.90	0.84	6.18
L prf.	6	8.10	7.50	8.40	0.35	4.32
L. pstf	6	13.31	12.00	15.00	1.18	8.86
E.F.	6			0.66, 0.16, 0.50		
				0.66		

$P_{3,4}$	n	x	min.	max.	s	v
Lo	11	26.73	24.40	28.50	1.36	5.08
Bo ant.	11	13.43	10.70	15.50	1.77	13.18
Bo pos.	11	13.04	10.00	15.00	1.80	13.80
L prf.	11	8.01	7.10	9.20	0.73	9.11
L. pstf	11	12.89	11.00	14.00	0.94	7.29
E.F.	11		0.90, 0.72, 0.27			
			1.09			
$M_{1,2}$	n	x	min.	max.	s	v
Lo	8	25.88	23.50	27.00	1.44	5.56
Bo ant.	8	11.89	10.90	12.70	0.83	6.98
Bo pos.	8	10.55	9.40	11.40	0.81	7.67
L prf.	8	7.15	5.70	7.90	0.77	10.77
L. pstf	8	9.00	6.60	10.50	1.36	15.11
E.F.	8		0.62, 0.75, 0.12			
			0.00			
M_3	n	x	min.	max.	s	v
Lo	2	28.70	27.00	30.40	2.40	8.36
Bo ant.	3	8.30	6.90	11.20	2.45	29.52
Bo pos.	2	7.25	6.50	8.00	1.06	14.62
L prf.	1	6.50				
L. pstf	1	7.70				
E.F.	1		0.00, 1.00, 0.00			
			0.00			

TABLE 5. — *Hipparion mediterraneum*, Kemiklitepe A and B, Turkey, upper permanent cheek teeth. Abbreviations as in table 3.

P^2	n	x	min.	max.	s	v
Lo	5	32.08	30.10	34.00	1.44	4.49
Bo	5	21.00	20.00	22.70	1.15	5.47
Lp	5	6.66	5.80	7.50	0.63	9.46
Bp	5	4.10	3.40	5.00	0.70	17.07
E.F.	5		3.00, 3.40, 1.60, 0.60			
			1.00			
$P^{3,4}$	n	x	min.	max.	s	v
Lo	9	25.40	23.30	28.00	1.47	5.78
Bo	9	22.10	19.60	24.00	1.80	8.14
Lp	9	6.15	5.00	7.10	0.68	11.05
Bp	9	4.18	3.10	5.10	0.76	18.18
E.F.	7		1.42, 4.00, 2.14, 1.14			
			1.00			
$M^{1,2}$	n	x	min.	max.	s	v
Lo	9	22.34	21.00	24.50	1.34	5.99
Bo	9	21.32	18.00	23.40	1.80	8.44
Lp	9	6.22	5.30	7.20	0.57	9.16
Bp	10	4.24	3.80	5.00	0.38	8.96
E.F.	7		0.85, 4.43, 2.28, 1.28			
			1.00			
M^3	n	x	min.	max.	s	v
Lo	6	22.15	21.00	23.30	0.91	4.10
Bo	6	18.70	18.00	19.50	0.58	3.10
Lp	6	5.96	5.50	7.20	0.65	10.90
Bp	6	4.06	3.70	4.40	0.28	6.89
E.F.	6		2.66, 4.50, 3.50, 1.66			
			1.16			

TABLE 6. — *Hipparion mediterraneum*, Kemiklitepe D, Turkey, upper permanent cheek teeth. Abbreviations as in table 3.

P^2	n	x	min.	max.	s	v
Lo	1	32.80				
Bo	1	22.40				
Lp	1	5.70				
Bp	1	4.10				
E.F.	1			3.00, 4.00, 1.00, 2.00		
				1.00		
$P^{3,4}$	n	x	min.	max.	s	v
Lo	4	24.96	24.50	25.85	0.63	2.52
Bo	4	24.48	23.75	26.30	1.21	4.94
Lp	4	5.55	5.10	6.00	0.46	8.28
Bp	4	4.04	3.95	4.20	0.11	3.72
E.F.	4			4.00, 5.25, 3.75, 1.25		
				1.00		
$M^{1,2}$	n	x	min.	max.	s	v
Lo	2	22.07	22.00	22.15	1.06	4.80
Bo	2	20.95	20.10	21.80	1.20	5.72
Lp	2	5.80	5.60	6.00	0.28	4.83
Bp	2	3.70			0.00	0.00
E.F.	2			3.00, 5.50, 3.50, 3.00		
				1.00		

TABLE 7. — *Hipparion mediterraneum*, Kemiklitepe A and B, Turkey, lower permanent cheek teeth. Abbreviations as in table 4.

P_2	n	x	min.	max.	s	v
Lo	5	29.09	27.70	31.90	1.98	6.80
Bo ant.	5	11.02	10.00	11.50	0.70	6.35
Bo pos.	5	12.68	12.30	13.30	0.43	3.39
L prf.	5	8.08	6.80	9.30	1.36	16.83
L. pstf	5	12.42	11.70	14.00	1.05	8.45
E.F.	5			0.00, 0.00, 0.25		
				0.25		
$P_{3,4}$	n	x	min.	max.	s	v
Lo	5	24.69	21.50	26.00	1.81	7.33
Bo ant.	5	13.80	13.00	14.50	0.57	4.13
Bo pos.	5	13.30	12.50	13.70	0.47	3.53
L prf.	5	6.96	6.40	8.20	0.71	10.20
L. pstf	5	12.64	11.60	14.00	0.97	7.67
E.F.	5			0.60, 1.00, 0.20		
				0.40		
$M_{1,2}$	n	x	min.	max.	s	v
Lo	6	24.54	24.00	28.00	1.73	6.77
Bo ant.	6	11.10	9.50	12.30	1.11	10.00
Bo pos.	6	10.41	8.50	11.50	1.09	10.47
L prf.	6	6.96	6.00	9.20	1.18	16.95
L. pstf	6	9.00	8.10	10.00	0.74	8.22
E.F.	6			0.00, 0.83, 0.00		
				0.33		
M_3	n	x	min.	max.	s	v
Lo	3	25.31	24.70	26.25	0.82	3.24
Bo ant.	3	10.10	9.50	10.90	0.72	7.12
Bo pos.	3	8.00			0.00	0.00
L prf.	3	7.10	6.00	8.00	1.01	14.22
L. pstf	3	7.33	6.50	8.70	1.19	16.23
E.F.	3			0.033 1.00, 0.33		
				0.00		

TABLE 8. — *Hipparion mediterraneum*, Kemiklitepe D, Turkey, lower permanent cheek teeth. Abbreviations as in table 4.

P_2	n	x	min.	max.	s	v
Lo	4	28.56	28.35	29.00	0.29	1.01
Bo ant.	4	10.51	9.50	11.20	0.76	7.23
Bo pos.	4	13.13	12.55	13.60	0.49	3.73
L prf.	4	6.52	4.30	8.30	1.94	29.75
L. pstf	4	12.70	12.00	13.55	0.75	5.90
E.F.	4		0.25, 0.00, 0.50			
			0.50			
$P_{3,4}$	n	x	min.	max.	s	v
Lo	8	23.95	23.20	25.00	0.74	3.08
Bo ant.	8	13.83	13.35	14.40	0.39	2.82
Bo pos.	8	12.34	11.00	13.00	0.89	7.21
L prf.	8	7.30	6.55	8.00	0.54	7.39
L. pstf	8	11.81	10.90	12.40	0.56	4.74
E.F.	8		0.37, 0.50, 0.00			
			0.50			
$M_{1,2}$	n	x	min.	max.	s	v
Lo	8	22.41	20.95	23.00	0.79	3.52
Bo ant.	8	11.29	10.25	12.00	0.61	5.40
Bo pos.	8	9.38	8.40	10.00	0.57	6.07
L prf.	8	5.88	5.50	6.30	0.28	4.76
L. pstf	8	7.78	6.55	9.00	0.98	12.59
E.F.	8		0.12, 0.50, 0.00			
			0.12			
M_3	n	x	min.	max.	s	v
Lo	3	25.31	22.85	27.60	2.38	9.40
Bo ant.	3	9.66	9.00	10.00	0.57	5.90
Bo pos.	3	6.30	5.80	7.00	0.62	9.84
L prf.	3	5.98	5.85	6.10	0.12	2.00
L. pstf	3	8.03	6.70	9.20	1.25	15.56
E.F.	3		0.00, 0.33, 0.00			
			0.00			

TABLE 9. — *Hipparion matthewi*, Kemiklitepe A and B, Turkey, upper permanent cheek teeth. Abbreviations as in table 3.

P^2	n	x	min.	max.	s	v
Lo	1	26.20				
Bo	1	19.00				
Lp	1	5.60				
Bp	1	4.50				
E.F.	1		7.00, 5.00, 4.00, 1.00			
			2.00			
$P^{3,4}$	n	x	min.	max.	s	v
Lo	5	20.30	20.00	20.60	0.44	2.16
Bo	4	19.30	18.00	20.00	0.98	5.07
Lp	3	5.90	5.60	6.20	0.40	6.77
Bp	3	4.23	4.00	4.40	0.20	4.72
E.F.	4		2.75, 8.75, 4.50, 1.25			
			1.25			
$M^{1,2}$	n	x	min.	max.	s	v
Lo	6	18.20	17.60	19.00	0.63	3.46
Bo	5	17.46	14.80	18.70	1.55	8.87
Lp	5	5.62	4.60	6.00	0.58	10.32
Bp	5	3.74	2.50	4.20	0.70	18.71
E.F.	6		1.66, 5.33, 3.50, 1.00			
			0.83			

M^3	n	x	min.	max.	s	v
Lo	3	19.30	18.50	20.00	0.75	3.88
Bo	3	14.30	11.30	17.00	2.56	17.90
Lp	2	5.80	5.40	6.00	0.42	7.24
Bp	2	3.45	3.50	3.50	0.07	2.02
E.F.	2		3.00, 5.50, 4.00, 2.50			
			1.00			

TABLE 10. — *Hipparion matthewi*, Kemiklitepe A and B, Turkey, lower permanent cheek teeth. Abbreviations as in table 4.

P_2	n	x	min.	max.	s	v
Lo	6	23.07	22.60	23.40	0.34	1.47
Bo ant.	6	9.26	8.40	10.00	0.73	7.88
Bo pos.	6	10.88	9.80	12.50	1.14	10.47
L prf.	5	6.12	4.20	6.80	1.09	17.80
L. pstf	6	10.05	9.00	11.50	1.08	10.28
E.F.	6		0.00, 0.16, 0.16			
			0.16			
$P_{3,4}$	n	x	min.	max.	s	v
Lo	12	19.59	18.10	20.70	0.80	4.08
Bo ant.	12	11.87	11.10	12.80	0.59	4.97
Bo pos.	12	11.07	9.10	12.30	0.88	7.95
L prf.	12	6.15	5.50	6.80	0.39	6.34
L. pstf	12	9.16	6.80	10.90	1.15	12.55
E.F.	12		0.41, 0.08, 0.00			
			0.08			
$M_{1,2}$	n	x	min.	max.	s	v
Lo	14	18.56	17.00	21.70	1.35	7.27
Bo ant.	14	9.75	8.30	11.30	0.87	8.92
Bo pos.	14	8.83	7.60	10.80	1.06	12.00
L prf.	14	5.16	4.30	6.50	0.75	14.53
L. pstf	14	5.30	4.10	7.00	0.98	18.49
E.F.	14		0.00, 0.83, 0.00			
			0.33			
M_3	n	x	min.	max.	s	v
Lo	4	20.50	19.20	21.40	1.08	5.26
Bo ant.	4	8.71	7.75	9.40	0.75	8.61
Bo pos.	4	7.22	6.30	7.80	0.69	9.55
L prf.	4	5.32	5.00	6.00	0.47	8.83
L. pstf	4	5.45	4.30	7.30	1.38	25.32
E.F.	4		0.00, 0.25, 0.00			
			0.00			

TABLE 11. — *Hipparion* sp. (large-sized) and *Hipparion matthewi*, Kemiklitepe A and B, Turkey, third metacarpal.

Hipparion sp.						
MCIII	n	x	min.	max.	s	v
1	1	227.00				
2	1	220.00				
3	1	34.10				
4	1	24.70				
5	3	43.30	42.60	43.70	0.60	1.38
6	3	30.30	29.40	31.50	1.08	3.56
7	3	38.66	38.00	39.00	0.57	1.47
8	3	10.90	10.00	11.50	0.79	7.25
10	3	41.36	40.00	43.00	1.51	3.65
11	4	39.65	38.60	42.00	1.58	3.98
12	4	31.65	31.00	33.00	0.92	2.90
13	4	26.17	25.20	27.00	0.76	2.90
14	4	27.87	27.50	28.30	0.35	1.25
16						

H. matthewi						
MCIII	n	x	min.	max.	s	v
1	3	201.40	196.00	209.60	7.21	3.58
2	3	196.00	190.00	204.40	7.49	3.82
3	4	20.35	19.50	21.30	0.77	3.78
4	4	18.61	17.75	19.20	0.64	3.44
5	4	28.87	27.80	30.00	1.04	3.60
6	4	20.40	20.00	20.90	0.46	2.25
7	4	23.03	21.00	24.50	1.56	6.77
8	4	8.80	8.50	9.10	0.24	2.73
10	7	26.42	24.70	27.40	1.02	3.86
11	6	24.80	22.30	25.60	1.26	5.08
12	7	21.42	19.50	22.10	1.11	5.18
13	6	17.96	17.00	19.00	0.77	4.28
14	5	19.18	18.40	19.70	0.50	2.60
16	2	4.50	4.30	4.70	0.28	6.22

1. Maximal length ; 2. Internal length ; 3. Breadth of the diaphysis (in the middle) ; 4. DAP idem at the level of 3 ; 5. Proximal articular breadth ; 6. Proximal articular DAP ; 7. Maximal diameter of the articular facet for os magnum ; 8. Diameter of the anterior facet for hamatum ;10. Distal maximal supra-articular breadth ; 11. Distal maximal articular breadth ; 12. Distal maximal DAP of the keel ; 13. Distal minimal DAP of the lateral condyle ; 14. Distal maximal DAP of the medial condyle ; 16. Diameter for the articular facet for Mc_{II}.

TABLE 12. — *Hipparion* sp. (large-sized), *Hipparion mediterraneum* and *Hipparion matthewi*, Kemiklitepe A and B, Turkey, tibia. 3. Minimal breadth of the diaphysis ; 7. Maximal distal breadth ; 8. Maximal distal DAP.

Hipparion sp.						
TIBIA	n	x	min.	max.	s	v
3						
7	1	74.45				
8	1	43.50				
H. mediterraneum						
TIBIA	n	x	min.	max.	s	v
3	1	39.00				
7	4	65.77	61.50	68.30	2.96	4.50
8	3	41.50	37.10	44.90	3.99	9.61
H. matthewei						
TIBIA	n	x	min.	max.	s	v
3	1	28.00				
7	3	44.30	44.00	45.00	0.57	1.28
8	3	29.80	29.00	30.40	0.72	2.41

TABLE 13. — *Hipparion* sp. (large-sized) and *Hipparion matthewi*, Kemiklitepe A and B, Turkey, astragalus.

Hipparion sp.						
ASTRAGALUS	n	x	min.	max.	s	v
1	2	44.30	42.60	46.00	2.40	5.41
2	2	60.65	59.80	61.50	1.20	1.97
3	2	29.20	27.40	31.00	2.54	8.69
4	2	62.70	59.10	66.30	5.09	8.11
5	2	48.95	46.40	51.50	3.60	7.35
6	2	33.50				
7	1	49.00				
H. matthewi						
ASTRAGALUS	n	x	min.	max.	s	v
1	3	29.53	27.70	31.50	1.90	6.43
2	2	40.10	40.00	40.20	0.14	0.35
3	3	20.40	19.00	21.75	1.37	6.71
4	3	39.43	39.10	40.10	0.57	1.44
5	3	30.21	28.00	32.25	2.13	7.05
6	2	23.70	23.50	23.90	0.28	1.18
7	2	31.90	30.70	33.10	1.69	5.29

1. Maximal length (height): articulation surface for navicular-top of the internal condyle ; 2. Maximal diameter of the internal condyle ; 3. Trochlear breadth: middle of the internal-middle of the external condyles ; 4. Maximal breadth (in projection) ; 5. Distal articular breadth ; 6. Distal articular DAP ; 7. Maximal DAP of the internal condyle.

TABLE 14. — *Hipparion* sp. (large-sized), *Hipparion mediterraneum* and *Hipparion matthewi*, Kemiklitepe A and B, Turkey, third metatarsal.

Hipparion sp.						
MtIII	n	x	min.	max.	s	v
1						
2						
3						
4						
5	1	43.20				
6	1	32.30				
7	1	39.30				
8	1	13.00				
9	1	7.50				
10	1	43.50				
11	1	43.00				
12	1	37.20				
13	1	28.40				
14	1	33.30				
H. mediterraneum						
Mt III	n	x	min.	max.	s	v
1						
2						
3	2	28.25	27.50	29.00	1.06	3.75
4	1	24.00				
5	1	40.40				
6	1	33.70				
7	1	38.50				
8	1	10.00				
9	1	6.50				
10	2	36.75	35.00	38.50	2.47	6.72
11	2	34.35	34.50	35.00	0.35	1.01
12	2	33.50	32.00	35.00	2.12	6.33
13	2	27.15	26.80	27.50	0.49	1.80
14	2	29.90	29.30	30.50	0.84	2.80
H. matthewi						
Mt III	n	x	min.	max.	s	v
1	2	224.30	221.80	226.80	3.53	1.57
2	2	219.75	218.20	221.30	2.19	0.99
3	5	22.10	20.60	24.00	1.35	6.10
4	5	21.66	20.80	22.50	0.65	3.00
5	5	30.46	29.40	31.50	0.91	2.98
6	4	24.25	23.00	26.30	1.42	5.85
7	5	27.80	26.50	28.70	1.01	3.63
8	5	7.12	6.00	8.00	0.74	10.39
9	2	5.20	4.30	6.10	1.27	24.42
10	6	27.66	26.40	28.70	0.87	3.14
11	7	25.14	23.60	26.20	0.92	3.66
12	8	22.23	20.75	23.90	1.07	4.81
13	7	18.30	17.60	18.80	0.43	2.34
14	9	19.52	17.75	21.20	1.01	5.17

1. Maximal length ; 2. Internal length ; 3. Breadth of the diaphysis (in the middle) ; 4. DAP idem at the level of 3 ; 5. Proximal articular breadth ; 6. Proximal articular DAP ; 7. Maximal diameter of the articular facet for the cuneiform ; 8. Diameter of the articular facet for cuboid ; 9. Idem for cuneiform II ; 10. Distal maximal supraarticular breadth ; 11. Distal maximal articular breadth ; 12. Distal maximal DAP of the keel ; 13. Distal minimal DAP of the lateral condyle ; 14. Distal maximal DAP of the medial condyle.

TABLE 15. — *Hipparion* sp. (large-sized), Kemiklitepe A and B, Turkey, first phalanx of the third digit.

Hipparion sp.						
PHALANX I	n	x	min.	max.	s	v
1	4	67.00	64.80	69.80	2.55	3.80
2	4	60.32	58.15	64.60	2.99	4.95
3	5	28.69	27.00	29.70	1.46	5.08
4	4	41.80	40.70	43.30	1.08	2.58
5	4	33.03	31.75	34.40	1.11	3.36
6	5	33.65	31.70	35.00	1.20	3.56
7	5	33.96	32.70	36.30	1.39	4.09
8	5	20.53	19.90	21.30	0.58	2.82
9	2	33.00	30.00	36.00	2.12	6.42
10	4	47.65	46.40	49.00	1.09	2.28
11	4	48.75	46.40	51.50	2.23	4.57
12	5	17.10	12.50	20.80	3.18	18.50
13	5	16.71	12.20	20.30	3.38	1.19

1. Maximal length ; 2. Anterior length: middle of the proximal articular facet- middle of the distal facet ; 3. Minimal breadth of the diaphysis ; 4. Proximal breadth ; 5. Proximal DAP ; 6. Distal breadth at the tuberosities ; 7. Distal articular breadth ; 8. Distal articular DAP ; 9. Minimal length of the trigonum phalangis ; 10. Medial supratuberosital length ; 11. Lateral supratuberosital length ; 12. Medial infratuberosital length ; 13. Lateral infratuberosital length.

TABLE 16. — *Hipparion* sp. (large-sized) and *Hipparion matthewi*, Kemiklitepe A and B, Turkey, second phalanx of the third digit.

Hipparion sp.						
PHALANX II	n	x	min.	max.	s	v
1	1	37.50				
2	1	28.50				
3	2	31.77	30.80	32.75	1.37	4.31
4	2	39.00	38.00	40.00	1.41	3.61
5	2	27.10	25.20	29.00	2.68	9.89
6	1	36.00				
H. matthewi						
PHALANX II	n	x	min.	max.	s	v
1	2	29.60	28.20	31.00	1.97	6.65
2	2	24.07	22.25	25.90	2.58	10.70
3	2	21.82	20.85	22.80	1.37	6.27
4	2	26.35	25.50	27.20	1.20	4.55
5	2	18.60	17.60	19.60	1.41	7.58
6	1					

1. Maximal length ; 2. Anterior length (as in the first phalanx) ; 3. Minimal breadth of the diaphysis ; 4. Maximal proximal breadth ; 5. Proximal DAP ; 6. Distal articular maximal breadth.

TABLE 17. — *Hipparion mediterraneum* and *Hipparion* sp. (small-sized), Kemiklitepe D,Turkey, radius.

H. mediterraneum						
RADIUS	n	x	min.	max.	s	v
1	1	230.00				
3	1	30.90				
4	1	29.25				
5	2	56.15	54.80	57.50	1.90	3.38
6	2	29.60	29.20	30.00	0.56	1.89
7	2	58.37	55.70	61.05	3.78	6.47
8	1	50.40				
9	1	30.10				
10	1	59.00				
11	1	19.50				
12	1	11.25				

Hipparion sp.						
RADIUS	n	x	min.	max.	s	v
1	1	212.00				
3	1	27.70				
4	1	20.90				
5	2	44.55	43.80	45.30	1.06	2.38
6	2	23.97	23.10	24.85	1.23	5.13
7	2	50.37	50.00	50.75	0.53	1.05
8						
9						
10						
11						
12						

1. Maximal length ; 3. Minimal breadth of diaphysis ; 4. DAP of the diaphysis at the level of 3 ; 5. Proximal articular breadth ; 6. Proximal articular DAP ; 7. Proximal maximal breadth ; 8. Distal articular breadth ; 9. Distal articular DAP ; 10. Distal maximal breadth ; 11. Diameter of the articular facet for navicular : 12. Idem for triquetrum.

TABLE 18. — *Hipparion mediterraneum*, Kemiklitepe D, Turkey, third metacarpal. For the numbers of measurements see table 11.

H. mediterraneum						
Mc III	n	x	min.	max.	s	v
1	1	202.00				
2	1	196.70				
3	1	26.80				
4	1	21.80				
5	1	37.50				
6	1	25.40				
7	1	31.50				
8	1	10.50				
10	1	33.10	33.00	33.20	0.14	0.42
11	2	32.45	32.40	32.50	0.07	0.21
12	2	27.05	26.50	27.60	0.77	2.84
13	2	21.87	21.40	22.35	0.67	3.06
14	2	24.00	23.00	25.00	1.41	5.87
16	1	5.00				

TABLE 19. — *Hipparion mediterraneum*, Kemiklitepe D, Turkey, tibia, cuboid, navicular, big cuneiform, calcaneum and astragalus.

H. mediterraneum						
TIBIA	n	x	min.	max.	s	v
3	1	43.00				
4	1	22.70				
7	3	62.53	60.00	64.00	2.20	3.51
8	3	42.35	40.55	43.30	1.55	3.65
CUBOID	n	x	min.	max.	s	v
1	2	36.75	36.60	36.90	0.21	0.57
2	2	12.67	12.25	13.10	0.60	4.73
3	2	24.42	23.35	25.50	1.52	6.22
4	2	8.40	8.25	8.55	0.21	2.50
5	2	10.80	10.10	11.50	0.98	9.07
6	2	6.30	6.00	6.60	0.42	6.66
7	2	14.37	13.75	15.00	0.88	6.12
NAVICULAR	n	x	min..max.	s	v	
1	2	31.75	31.30	32.20	0.63	1.98
2	2	43.62	43.50	43.75	0.17	0.39
CUNÉIFORME	n	x	min.	max.	s	v
1	3	38.26	37.10	39.30	1.10	2.87
2	2	29.85	29.00	30.70	1.20	0.13
3	2	13.75	12.40	15.10	1.90	13.80

CALCANEUM	n	x	min.	max.	s	v
1	1	103.20				
2	1	60.80				
3	2	20.32	18.85	21.80	2.08	10.23
4	1	30.75				
5	1	47.15				
6	3	46.93	45.10	48.80	1.85	3.94
7	3	44.26	43.50	45.40	1.00	2.26
ASTRAGALUS	n	x	min.	max.	s	v
1	2	53.70	51.90	55.50	2.54	4.72
2	2	52.35	48.70	56.00	5.16	9.85
3	2	26.12	25.75	26.50	0.53	2.03
4	2	51.80	51.60	52.00	0.28	0.54
5	2	41.55	40.00	43.10	2.19	5.27
6	2	28.22	27.45	29.00	1.09	3.86
7	2	44.40	42.30	46.50	2.96	6.66

Tibia : 3. Minimal breadth of the diaphysis ; 4. DAP of the diaphysis at the level of 3 ; 7. Maximal distal breadth ; 8. Maximal distal DAP.

Cuboid : 1. DAP (in projection across the axis of the proximal articulation surface) ; 2.Anterior breadth (in projection) ; 3. Posterior breadth (in projection) ; 4. Diameter of the articular facet for astragalus ; 5. Idem for calcaneum ; 6. Idem for navicular ; 7. Length of the facet for navicular.

Navicular : 1. Maximal DAP ; 2. Breadth.

Cuneiform : 1. Breadth ; 2. Distal DAP ; 3. Breadth of the posterior part of the proximal articular facet.

Calcaneum : 1. Maximal length ; 2. Length of the proximal part : middle of tuber calcaneum-articulation surface below coracoid process ; 3. Minimal breadth of the diaphysis ; 4. Maximal breadth of the tuber calcaneum ; 5. Maximal DAP idem ; 6. Distal maximal breadth (in projection) ; 7. Distal maximal DAP.

Astragalus : For the numbers of measurements see Tab.13.

TABLE 20. — *Hipparion mediterraneum* and *Hipparion* sp. (small-sized), Kemiklitepe D, Turkey, third metatarsal. For the numbers of measurements see table 14.

H. mediterraneum						
Mt III	n	x	min.	max.	s	v
1	3	241.76	232.90	252.80	10.12	4.18
2	3	238.84	229.90	248.65	9.40	3.93
3	7	26.00	24.90	27.55	1.12	4.30
4	7	26.21	24.20	28.20	1.38	5.26
5	6	40.93	39.75	42.70	1.10	2.68
6	7	31.18	29.15	33.30	1.60	5.13
7	7	35.57	34.50	36.70	0.80	2.24
8	6	10.06	9.30	11.00	0.65	6.46
9	5	5.60	4.25	7.10	1.19	21.25
10	4	37.15	35.35	38.55	1.53	4.11
11	5	34.95	33.35	35.60	0.95	2.72
12	5	30.64	28.80	32.40	1.35	4.40
13	5	23.49	21.80	24.55	1.07	4.55
14	5	27.03	23.70	29.90	2.26	8.36
Hipparion sp.						
Mt III	n	x	min.	max.	s	v
1						
2						
3	1	19.80				
4	1	23.05				
5	1	30.80				
6	1	26.90				
7	1	28.45				
8	1	7.80				
9	1	3.60				
10						
11						
12	1	22.50				
13	1	18.00				
14	1	22.75				
16	1	18.00				

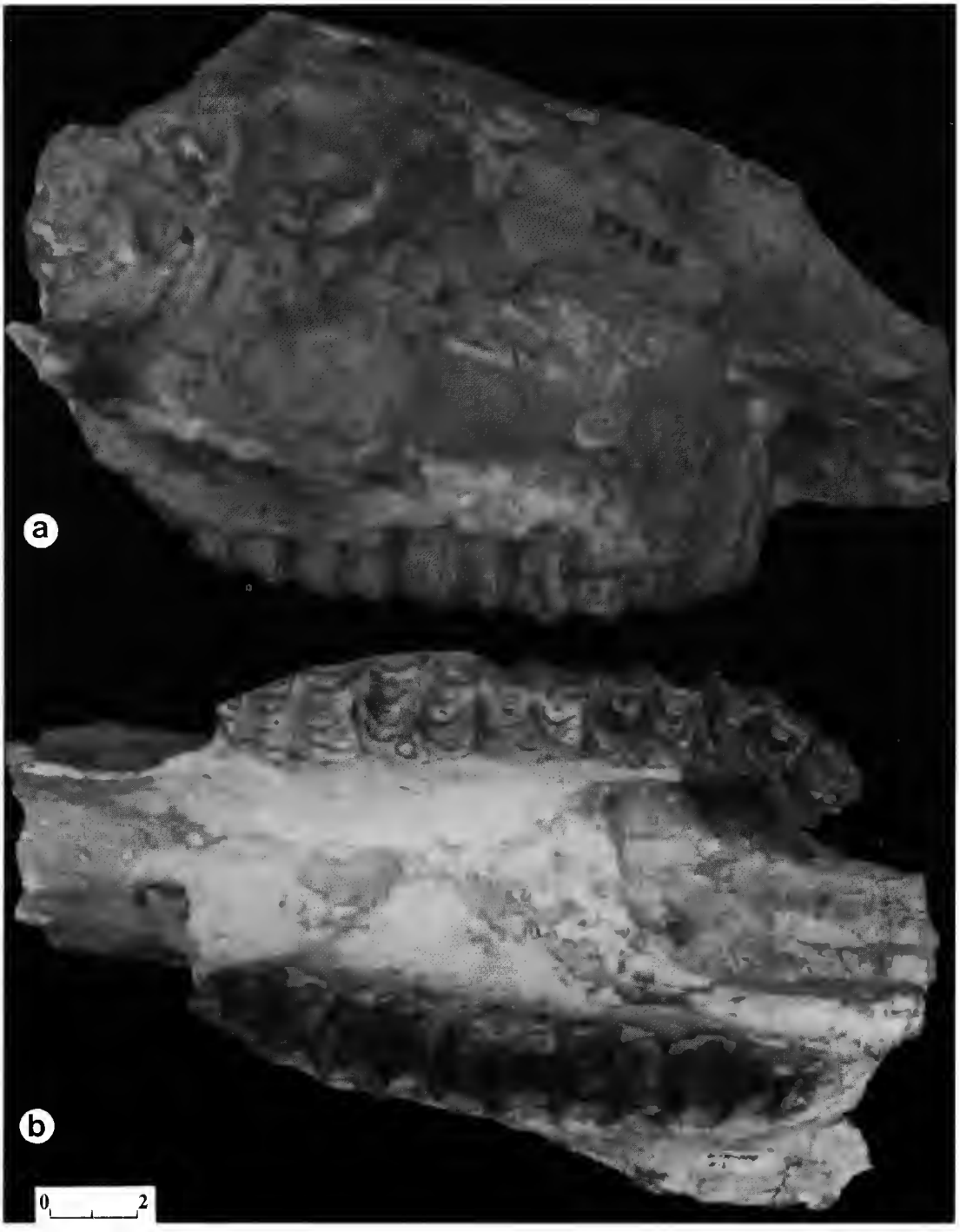


PLATE I. — *Hipparion mediterraneum*, Kemiklitepe A, skull, KTA-586 ; a, lateral and b, occlusal view.

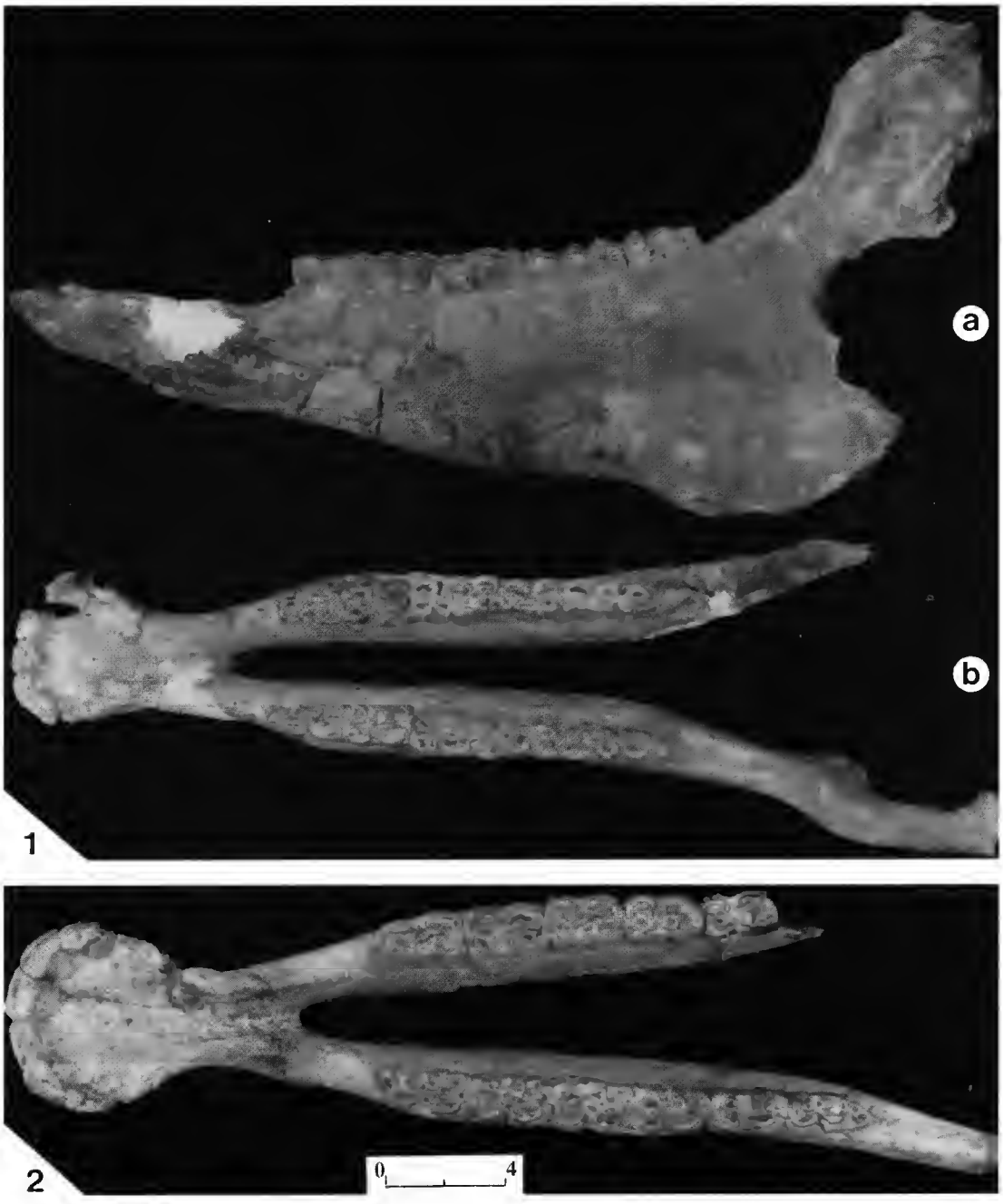


PLATE II. — 1. *Hipparion mediterraneum*, Kemiklitepe D, mandible, KTD-533 : a, lateral and b, occlusal view ; 2. *Hipparion mediterraneum*, Kemiklitepe D, mandible, KTD-532, occlusal view.

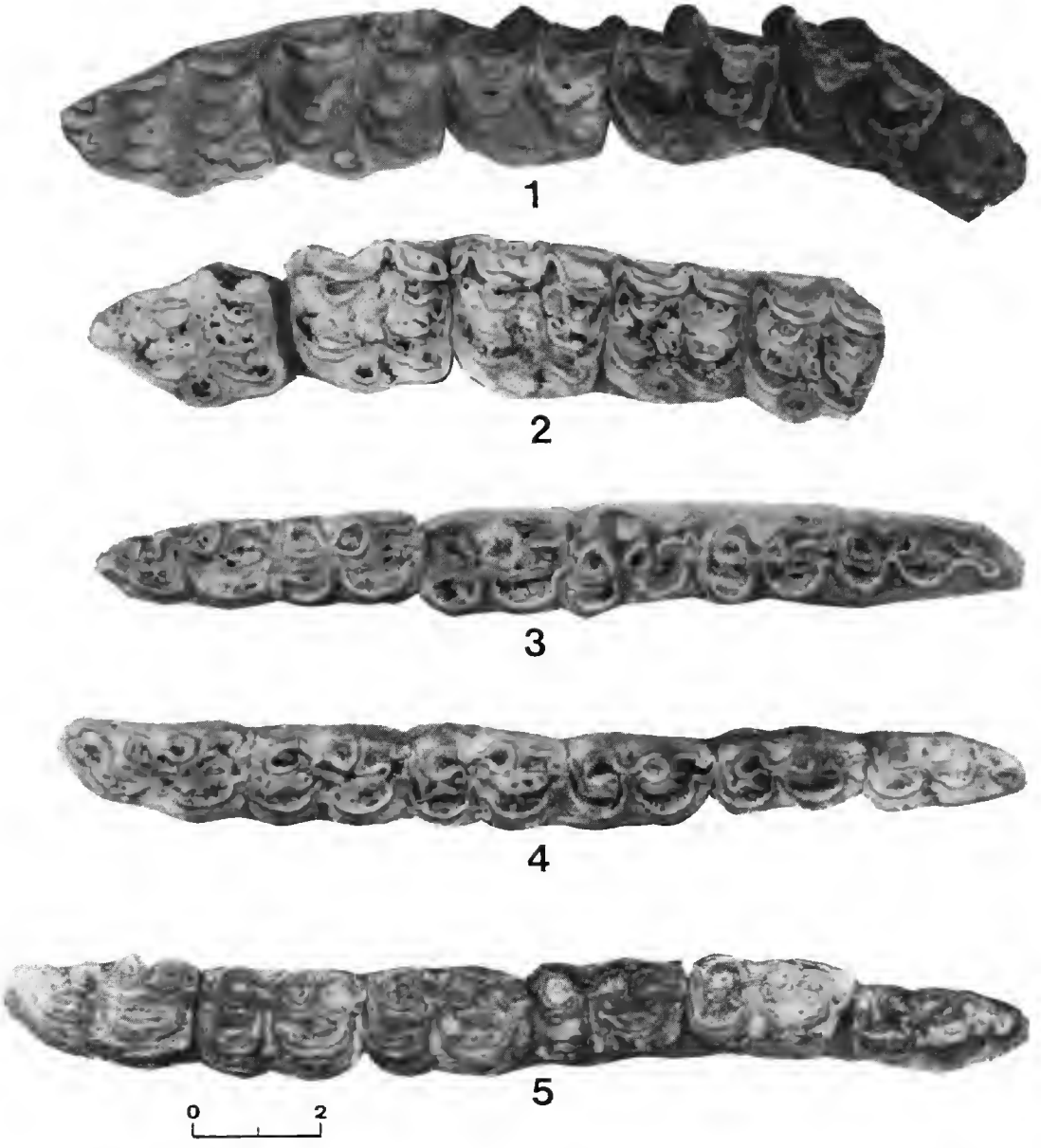


PLATE III. — 1. *Hipparion mediterraneum*, Kemiklitepe A, left upper toothrow, KTA-586 ; 2. *Hipparion mediterraneum*, Kemiklitepe D, left upper toothrow KTD-531 ; 3. *Hipparion mediterraneum*, Kemiklitepe D, left lower toothrow KTD-533 ; 4. *Hipparion mediterraneum*, Kemiklitepe D, left lower toothrow KTD-532 ; 5. *Hipparion mediterraneum*, Kemiklitepe B, left lower toothrow KTB-537.

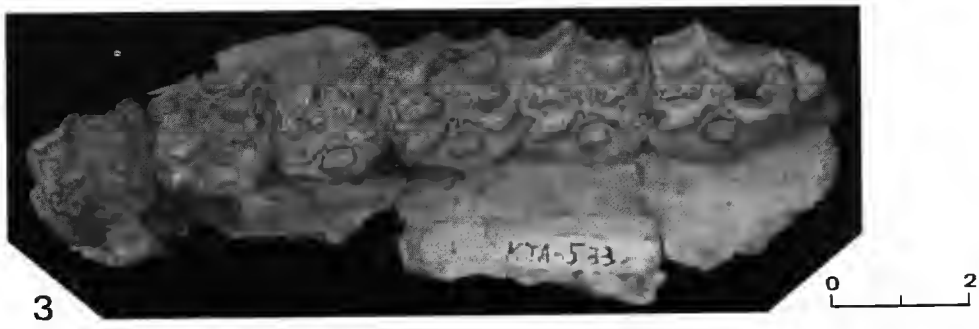


PLATE IV. — 1. *Hipparion matthewi*, Kemiklitepe A, mandible, KTA-537 : a, lateral and b., occlusal view ; 2. *Hipparion matthewi*, Kemiklitepe A, mandible, KTA-538 ; 3. *Hipparion matthewi*, Kemiklitepe A, right upper toothtrow, KTA-533.

PLATE V. — 1. *Hipparion* sp., Kemiklitepe A, mandible, KTA-536, a. lateral and b.occlusal view ; 2. *Hipparion* sp., Kemiklitepe A, right upper toothrow, P^2-M^1, KTA-510. 3. *Hipparion* sp., Kemiklitepe A, left lower toothrow, KTA-529.

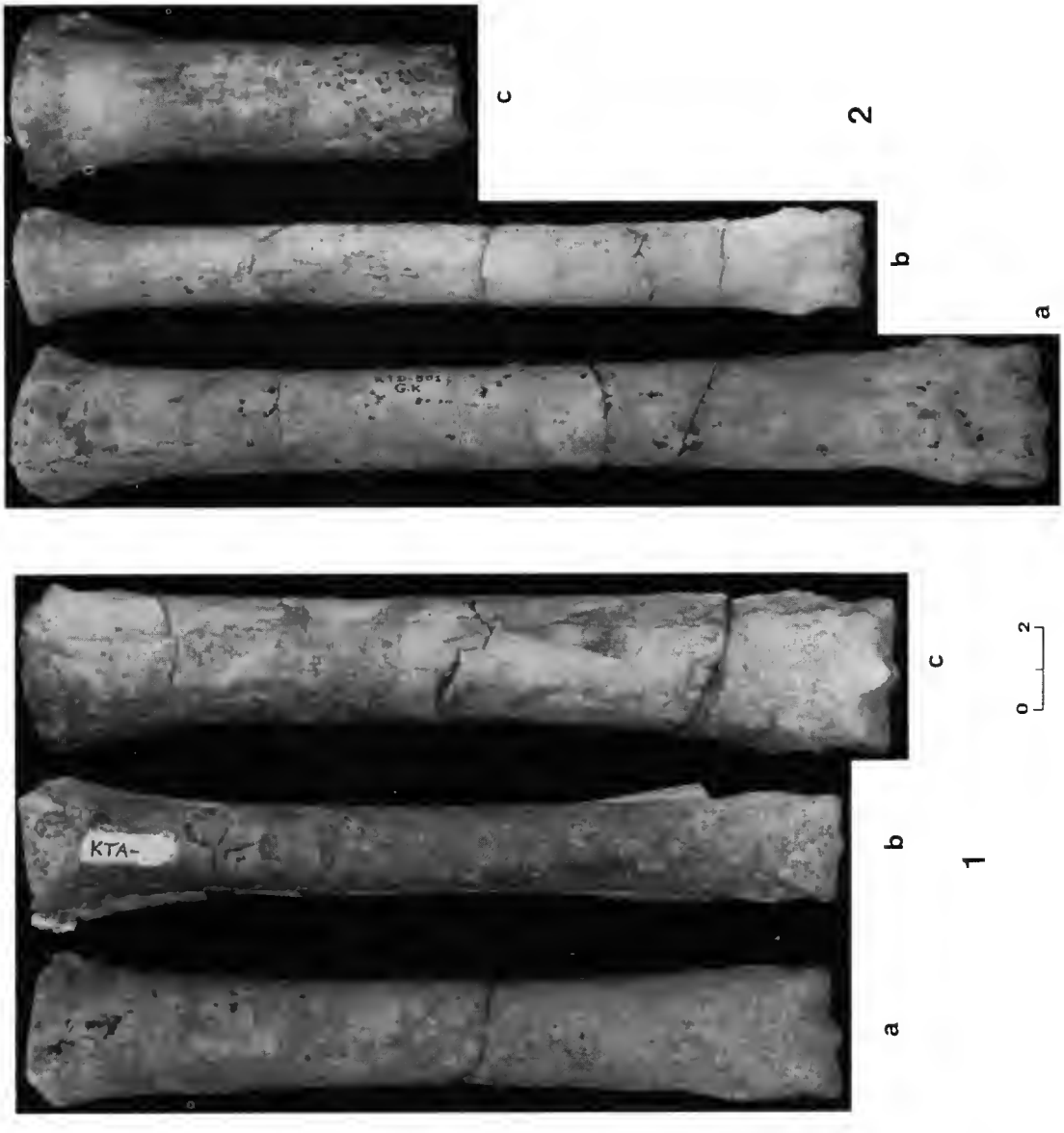


PLATE VI. — 1. Third metacarpal, Kemiklitepe A, D. a. *Hipparion mediterraneum*, KTD-500 ; b. *Hipparion matthewi*, KTA-502 ; c. *Hipparion* sp. , KTA-542 ; 2. Third metatarsal, Kemiklitepe A, D : a, *Hipparion mediterraneum*, KTD-501 ; b, *Hipparion matthewi*, KTA-503 ; c, *Hipparion* sp., KTA-577.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994,
section C, n° 1 : 81-95.

Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie : 4. Rhinocerotidae

par Denis GERAADS

Résumé. — *Ceratotherium neumayri*, voisin de l'espèce africaine actuelle *C. simum* et largement répandu dans le Miocène supérieur de Méditerranée orientale, est le Rhinocéros le plus abondant à Kemiklitepe. *Dicerorhinus pikermiensis* existe peut-être aussi dans le niveau inférieur (KTD). Le petit *Chilotherium*, inerme, est assez rare, surtout dans le niveau supérieur.

Abstract. — *Ceratotherium neumayri*, allied to the Recent African *C.simum*, and widespread in the eastern Mediterranean upper Miocene, is the most abundant Rhinoceros at Kemiklitepe. *Dicerorhinus pikermiensis* is perhaps also present in the lower level (KTD). The small hornless *Chilotherium* is rather uncommon, especially in the upper level.

Mots-clés.— Miocène supérieur, Turquie, Rhinocerotidae, Perissodactyla, Mammalia.

D. GERAADS, *URA 49 du CNRS, Musée de l'Homme, place du Trocadéro, 75116 PARIS, et Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie humaine, Université Paris VI, 4 place Jussieu, 75252 PARIS cedex 05.*

INTRODUCTION

Les gisements de Kemiklitepe près d'Esme ont été exploités en 1989 et 1990 sous la direction de S. SEN. La stratigraphie est indiquée par ailleurs (SEN *et al.*, ce volume).

Les Rhinocerotidae sont surtout représentés à Kemiklitepe par des os du pied et de la main, les autres éléments du squelette et du crâne étant beaucoup plus rares. Le petit *Chilotherium* est aisément reconnaissable, et il semble qu'on puisse aussi distinguer, comme à Pikermi et à Samos, deux taxons parmi les formes à cornes.

Abréviations

KT : Kemiklitepe ; PIK : Pikermi ; MGL : Musée Géologique et Minéralogique, Lausanne ; MNHNP : Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; NHB : Naturhistorisches Museum, Basel ; BMNH :

British Museum (Natural History), London ; NHMW : Naturhistorisches Museum, Wien ; PIM ; Paläontologisches Institut, Münster ; SMNS : Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart.

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Genre **CERATOTHERIUM** Gray, 1867

ESPÈCE-TYPE : *Ceratotherium simum* (Burchell, 1817).

Ceratotherium neumayri (Osborn, 1900)

= *Atelodus neumayri* Osborn, 1900.

Cette espèce est habituellement appelée *Diceros pachygnathus* ; néanmoins, la pièce-type du *Rhinoceros pachygnathus* Wagner n'appartient pas, selon HEISSIG (1975), aux Dicerotini, et il est préférable de ne pas utiliser ce nom.

TYPE : Crâne de Maragha, NHMW n°A 4791.

DIAGNOSE : GERAADS, 1988 : 24.

MATÉRIEL : Niveau inférieur : KTD-16 : DP^1 et DP^2 ; KTD-60 : DP^1; KTD-6 : McIII ; KTD-64 : extrémité distale de tibia ; KTD-3 : astragale et calcanéum ; KTD-7 : astragale (pl. II, 5) ; KTD-13 : cunéiforme interne ; KTD-4 : MtII et MtIII ; KTD-9 : MtIII. — Niveau supérieur : KTA-99 : DP^2-DP^4 ; KTA-100 : DP^1-DP^4 (fig. 1 ; presque certainement le même individu que KTA-99) ; KTB-60 : extrémité proximale de scapula ; KTB-63 : scaphoïde ; KTA-175 : semi-lunaire ; KTB-12 : trapézoïde ; KTA-176 : unciforme ; KTB-53 : extrémité proximale de McII ; KTB-52 : extrémité proximale de McIV ; KTA-174 et KTB-58 : calcanéums ; KTA-177 : astragale ; KTA-136 : extrémité proximale de MtIII.

DESCRIPTION

La distinction entre les deux espèces de Rhinocéros à cornes du Miocène supérieur de Méditerranée orientale, *C. neumayri* et *Dicerorhinus orientalis*, a déjà été discutée en détail (GERAADS, 1988).

Toutes les dents sont des supérieures lactéales. A l'exception de la présence d'une post-fossette sur les DP^2 de KTA-99-100 (fig.1), tous les caractères sont ceux de *C.neumayri* :

— les DP^1 possèdent un long protolophe, mais un métalophe court ;
— le métalophe de DP^2 est plus transversal que le protolophe ;
— DP^2- DP^4 sont longues relativement à leur largeur ;
— elles possèdent une crista qui rejoint le crochet, et un petit tubercule cingulaire au débouché de la vallée médiane ;
— le protocône est presque parfaitement fondu dans le protolophe.

DIMENSIONS DE CES DENTS (Longueur × largeur).

	L DP^1-DP^4	DP^1	DP^2	DP^3	DP^4
KTD-60	—	23,8 × 20	—	—	—
KTD-16	—	26 × 23	42,2 × 39,5	—	—
KTA-100	145?	—	36,8 × 34,5	45 × 41,3	52 × 42
KTA-99	143	24,3 × 22,8	—	—	—

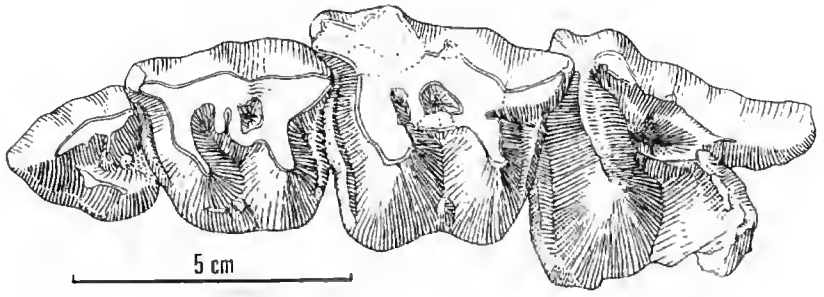


FIG. 1. — *Ceratotherium neumayri*, KTA-100, DP^2-DP^4 (dessin D.VISSET).

Ceratotherium neumayri, *KTA-100, DP^2-DP^4 (drawing D.VISSET).*

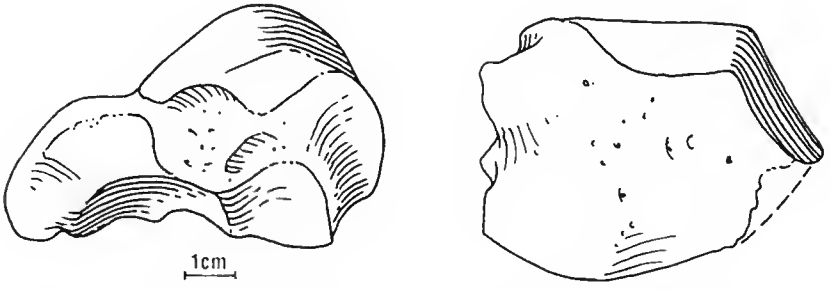


FIG. 2. — *Ceratotherium neumayri*, KTA-175, semi-lunaire gauche, vue médiale, et KTA-176, unciforme droit, vue antérieure (dessins D. VISSET).

Ceratotherium neumayri, *KTA-175, left semilunar, medial view, and KTA-176, right unciform, anterior view (drawings D. VISSET).*

Sur la scapula KTB-60, la tubérosité coracoïde est assez faible, nettement moins saillante que sur la figure 9B de GUÉRIN (1980).

DIMENSIONS (sauf exception, toutes les mesures utilisées pour les os des membres sont celles de GUÉRIN, 1980) : DAP tuber : 147 ; DAP art. : 96 ; DAP col : 120.

Les carpiens (fig. 2) sont semblables à ceux de Pikermi. Sur l'unciforme, les surfaces articulaires pour le pyramidal et le McV viennent en contact.

DIMENSIONS : Scaphoïde KTB-63 : L = 82 ; L art. inf.= 60 ; H = 67. Semi-lunaire KTA-175 : L = 74 ; H = 49 ; H ant. = 52. Trapézoïde KTB-12 : L = 48. Unciforme KTA-176 : L abs.= 81 ; L anat. = 64 ; H = 53 ; l = 68+.

L'extrémité proximale du McII KTB-53 est remarquable par la grande taille de la facette pour le McIII. L'allongement antéro-postérieur de l'articulation proximale et l'absence de tubérosité palmaire proximale sont deux caractères de *C. neumayri*.

DIMENSIONS : 2bis = 56 ; 3 = 43.

Sur le McIII KTD-6, la facette pour le McII est grande, les surfaces pour le McIV à peu près égales.

DIMENSIONS : 1 = 179 ; 2 = 69 ; 3 = 58 ; 4 = 52 ; 5 = 28 ; 6 = 68 ; 7 = 53.

MtIV KTB-52 : 2 = #54 ; 4 = 45?.

KTD-64 est une extrémité distale de tibia, à laquelle la fibula est intimement soudée.

DIMENSIONS : DT = 85 ; DAP = 67 ; DT max. totale = 139 ; DAP max. = 92.

Les calcanéums (3 spécimens) possèdent toujours une articulation pour le tibia, mais jamais pour la fibula.

DIMENSIONS

	H	DT min.	DAP somm.	DAP bec	DT somm.	DT sus.
KTD-3a	—	45	—	81	—	90
KTB-58	153	50,5	82	90	63	92
KTA-174	155?	55	85	92	69	96

Sur les astragales (pl. II, 5), les facettes articulaires de la face plantaire sont bien séparées, l'axe de la trochlée est à peu près parallèle à la face distale, son bord latéral est anguleux, la tubérosité disto-médiale est peu saillante. Ces caractères semblent correspondre mieux à *C. neumayri* qu'à l'autre espèce de Méditerranée orientale, *Dicerorhinus pikermiensis*, mais la distinction sur ces deux os est incertaine (GERAADS, 1988). La partie plantaire de la facette pour la fibula est plus étroite à KTA qu'à KTD (un exemplaire dans chaque niveau) ; selon HEISSIG (1975), cette facette est plus large dans le Vallésien que dans le Turolien de Turquie.

DIMENSIONS : KTD-7 : H = 89 ; DT artic.dist. = 82. KTD-3b : DT artic. dist. = 86. KTA-177 : H = 97 ; DT artic. dist. = 89?.

Quelques métatarsiens, dont certains en connexion, peuvent aussi être rattachés à *C. neumayri*, bien que ces os ne soient pas très caractéristiques. Je préfère cependant rattacher le spécimen KTD-14 à *D. pikermiensis* (voir plus loin).

DIMENSIONS

		Art. prox.		DT diaph.		DT dist.	
	L	DT	DAP	mil.	mini.	max.	art.
MtII							
KTD-4b	149	23	41	—	30	45	38
KTD-5b	155	—	—	—	30,5	43	40
MtIII							
KTA-136	—	—	—	—	53?	—	—
KTD-4a	163	57,5	41	53	49	67	53
KTD-5a	171	59	42	53	50	69	57
KTD-9	165	60	44	54	51	70	54
Dicerorhinus pikermiensis ?							
MtIII							
KTD-14	177,5	55	44,5	53	50	65	—
MtIV							
KTD-I4	—	40,5	44,5	—	33	—	—

CONCLUSION

Il ne fait pas de doute que *C. neumayri* est présent dans les deux niveaux, KTD et KTA-B. Pour les rares éléments anatomiques comparables (astragale et calcanéum), la taille est un peu supérieure à KTA-B. Afin de pouvoir comparer les autres, j'ai rapporté leurs dimensions aux moyennes données par GUÉRIN (1980) de *C. simum* et *Diceros bicornis*. Il n'apparaît plus alors de différence nette entre les deux niveaux. Tant à KTA-B qu'à KTD, presque toutes les mesures sont supérieures aux moyennes de *D. bicornis*, plus proches de celles de *C. simum*. Il se peut que le membre postérieur ait été un peu plus fort, relativement à l'antérieur, que dans les formes actuelles.

Genre **DICERORHINUS** Gloger, 1841

ESPÈCE-TYPE : *Dicerorhinus sumatrensis* (Fischer, 1814).

Dicerorhinus pikermiensis (Toula, 1906) ?

Rh. schleiermacheri pikermiensis Toula, 1906.
Ceratorhinus schleiermacheri orientalis Schlosser, 1921.

GISEMENT-TYPE : Pikermi.

DIAGNOSE : GERAADS, 1988 : 20.

MATÉRIEL : KTD-I4 : cuboïde, naviculaire, cunéiforme externe, MtIII et extrémité proximale de MtIV (pl. II, 1).

Les éléments de patte postérieure KTD-14 se distinguent de *C. neumayri* par les caractères suivants (GERAADS, 1988) :

— la face antérieure du cuboïde est à peu près carrée, alors que cet os est toujours plus haut, surtout latéralement, chez *C. neumayri* ;

— sur ce même os, la facette pour le MtIV est assez longue, le sillon du muscle long péronier étroit, la tubérosité plantaire modeste. Les caractères correspondants se retrouvent sur le MtIV ;

— le cunéiforme externe est un peu moins haut que chez *D. pikermiensis* de Pikermi, mais nettement plus que chez *C. neumayri* ;

— le MtIII, sans se distinguer radicalement des autres exemplaires de cet os à Kemiklitepe, est à la fois le plus long, le plus grêle, celui dont l'extrémité proximale est la moins élargie (v. dimensions indiquées précédemment), la tubérosité plantaire proximale la plus faible, la face palmaire la plus concave, la quille-guide distale la plus saillante.

Si cette patte provenait de Pikermi ou de Samos, je la rapporterais sans hésitation à *D. pikermiensis*, mais en l'absence de restes dentaires ou crâniens, la présence de cette espèce à Kemiklitepe ne peut encore être tenue pour certaine.

Genre **CHILOTHERIUM** Ringström, 1924

ESPÈCE-TYPE : *Chilotherium anderssoni* Ringström, 1924 : 26.

Chilotherium sp., aff. **Chilotherium persiae** Pohlig, 1885

MATÉRIEL : Il provient en totalité du niveau inférieur (KTD). KTD-2 : mandibule avec la symphyse, les I_2, P_2-M_2 gauches (pl.I, 1) ; KTD-15 : fragment de maxillaire avec DP^2-DP^3 (pl. I, 2) ; KTD-8 : extrémité distale d'humérus ; KTD-11 : McII et McIII incomplets ; KT(D?)-61-62 : tibia et fibula (le niveau d'origine de ces deux pièces n'est pas absolument certain) ; KTD-12 : extrémité distale de tibia ; KTD-10 : fibula ; KTD-58 : éléments d'un pied : astragale, calcanéum, cuboïde, naviculaire, cunéiforme externe, MtII, MtIII et MtIV (pl. I, 2-3).

DESCRIPTION

La mandibule KTD-2 est typique de *Chilotherium* par ses I_2 énormes et très écartées l'une de l'autre. Leur section est très comprimée, à grand axe oblique vers le haut et l'intérieur. Leur face supérieure, jusqu'au bord interne, tranchant, est dépourvue d'émail. L'individu étant assez jeune, les I_2 sont encore longues et bien incurvées, puisque même le bord tranchant est concave. Ces dents sont aussi plus fortes que sur aucun des spécimens de *Ch. persiae* de Maragha (MNHNP), ou des espèces chinoises (RINGSTRÖM, 1924 ; BORSUK-BIALYNICKA, 1969). Il n'y a pas trace d'alvéoles de I_1. Chez *Ch. persiae*, ces dents, très réduites, sont inconstantes chez les vieux individus.

La région symphysaire ne diffère pas de manière sensible de celle de *Ch. persiae*. Elle est seulement un peu moins rétrécie en arrière ; le bord inférieur de la mandibule est un peu convexe, comme chez *Ch. anderssoni* et *Ch. persiae*. La longueur de la série des prémolaires dans cette dernière espèce est très variable, mais dépend surtout du degré d'usure.

DIMENSIONS COMPARÉES

	KTD-2	*Chilotherium persiae* Maragha, MNHNP			*Ch.wegneri* Samos
Diamètre max. I_2	52,5	44	49	46	46
Diam. transv. I_2	24	27,5	25	23	—
DT max. bases I_2	153	149	156	148	155
L diastème	56	50	61	65	(65)
DT mini. entre crêtes diast.	57	56	55	54	—
DT mini sous P_3	126	108	115	103	121
L symphyse	130	—	121	124	—
L P_2-P_4	88	—	76	75	81

Les dents de lait KTD-15 (pl. I, 2), imparfaitement conservées, ont une surface occlusale très complexe. Comme toujours chez *Chilotherium*, la crista est plus forte sur DP^2 que sur DP^3. C'est l'inverse pour le crochet, dédoublé sur ces deux dents, qui tend à rejoindre les expansions issues du protolophe ; sur DP^3, sa branche linguale atteint l'antécrochet, fermant ainsi précocement la médifossette. Ces dents sont donc remarquables par le développement des crêtes antéro-postérieures, nettement plus accentuées qu'à Maragha et Samos ; parmi les espèces chinoises, elles ressemblent plus à celles de *Ch. anderssoni*. Cette morphologie est une adaptation de brouteur d'herbe.

DIMENSIONS : DP^2 : 38 × 29 ; DP^3 : 39 × 35.

Les éléments du squelette post-crânien se distinguent aisément par leur petite taille de ceux des rhinocéros à cornes.

Sur l'humérus, la gorge de la trochlée distale est plus profonde que chez les Rhinocerotinae.

DIMENSIONS

	KTD-8	*Ch. persiae* - Maragha				*Ch. anderssoni*
DT artic. dist.	92	88	88	90	87	90
DT max. dist.	144	128+	139	138	136	150

Le reste de la patte antérieure n'est représenté que par des McII et McIII associés mais incomplets. Contrairement à *Ch. anderssoni*, le McII ne semble guère plus divergent ni plus réduit que chez les Rhinocerotinae ; l'orientation du McII est incertaine à Maragha (MNHNP) où il n'y a pas de métapodes en connexion. Le McIII de KTD est plus court que ceux de *Ch. persiae* et *Ch. anderssoni*..

DIMENSIONS

		L	DT prox.	DT mil.
KTD-11	McIII	110?	51,5	42
	McII	—	—	37
Ch. persiae	McIII-1383	134	55	41
	McIII-1389	141	55	43
	McII	—	37	34
Ch. anderssoni	McIII	127	—	43
	McII	106	—	36

Un tibia et une fibula associés KT(D?)-61 et 62 proviennent presque certainement du niveau inférieur. Comme à Maragha, ces deux os sont libres, et ne se soudaient sans doute jamais, même chez les individus âgés.

DIMENSIONS

	L tibia	DT dist. max tibia	DT min. tibia	DT dist. max. totale	L fibula
KT(D?)-61-62	280	85	47	101	245
KTD-12		88			
KTD-10					265
Ch. persiae		83, 89			
Ch. schlosseri					
Samos	300-310	90			
Ch. anderssoni	#280	84	48	114	—

Le pied KTD-58 (pl. II, 2) diffère un peu de ceux de *Ch. persiae* et *Ch. anderssoni*. L'astragale (pl. II, 3) est plus haut que celui de *Ch.persiae* (pl. II, 4), mais sa face distale est moins large. Sur la face plantaire, la surface centrale est très petite, la surface latérale est, au contraire, très longue distalement ; dans l'angle proximo-médial, une forte tubérosité vient au contact de l'extrémité du *sustentaculum tali* du calcanéum. Chez *Ch. persiae* et, semble-t-il, chez *Ch. anderssoni*, cette tubérosité est plus réduite et ne vient pas au contact du calcanéum ; elle est absente chez les Rhinocerotinae. Ces différences traduisent un renforcement du soutien de cette articulation puisque ces zones de contact supplémentaires (pl. II, 3, flèches) sont toutes deux situées dans un même plan à peu près horizontal.

DIMENSIONS

	H int	H ext.	DT dist. artic.	DT dist. max.
KTD-11	62,5	65,5	59	68
Ch. persiae				
moy. (N=9)	58,5	64	63,5	74
min.-max.	56-62	60-68	61-68	70-80

Les différences correspondantes se retrouvent sur le calcanéum, particulièrement trapu. Les régions où existent toujours chez *Ch. persiae* de petites facettes articulaires pour le tibia et la fibula sont ici érodées, et leur présence est incertaine.

DIMENSIONS

	L max.	DT sustent.	H	H tuber.	DT tuber.
KTD-58	107	71	59	61	48
Ch. persiae					
moy. (N=6)	100	71	56	59,5	46
(mini-maxi)	(97-102)	(70-73)	(53-59)	(56-61)	(45-47)
Ch. schlosseri					
Samos	107	80-83	—	55	55-60

Le cuboïde est beaucoup plus allongé antéro-postérieurement que chez les Rhinocerotinae ; ses facettes proximales forment un dièdre moins ouvert. Comme l'a noté RINGSTRÖM (1924) cet os reste éloigné du MtIII, du fait de l'élargissement de l'ectocunéiforme, qui s'articule ici avec le MtIV, ce qui ne se rencontre jamais chez les Rhinocerotinae.

DIMENSIONS : Cuboïde : H ant. = 30 ; H = 47 ; L = 63 ; l = 39. Naviculaire : L = 52 ; l = 47. Ectocunéiforme : L = 47 ; l = 47.

Les métapodes sont très semblables par leurs dimensions et proportions tant à ceux de *Ch. anderssoni* qu'à ceux de *Ch. persiae*. Les métapodes latéraux divergent nettement des centraux, et les tubérosités d'insertion des ligaments métatarso-phalangiens sont corrélativement très fortes. Les doigts latéraux ne sont cependant pas plus réduits que chez les Rhinocerotinae (*contra* RINGSTRÖM, 1924).

CONCLUSION

Le genre *Chilotherium* est très bien défini par la spécialisation de le denture frontale : absence d'incisives supérieures, très fort développement et écartement des I_2 ; le toit crânien est plat ou un peu concave, les orbites sont hautes, etc. (RINGSTRÖM, 1924 ; GERAADS et KOUFOS, 1990). De nombreuses espèces lui ont été rattachées, mais en dehors de celles de Chine et de Mongolie (RINGSTRÖM, 1924 ; BORSUK-BIALYNICKA, 1969 ; QIU et YAN, 1982), le genre n'a pas été étudié en détail, et la brève revue de HEISSIG (1975) reste insuffisante pour établir les nombreuses synonymies probables. Le *Chilotherium* de KTD ne semble pourtant pas pouvoir être assimilé à aucune espèce précédemment décrite. Le développement des crêtes antéro-postérieures sur les DP supérieures, la très forte taille des I_2, l'extension de la surface de contact entre calcanéum et astragale sont assurément des caractères dérivés. En revanche, les proportions de ce dernier os sont sans doute plus primitives que chez *Ch. persiae*, et les métapodes latéraux peut-être moins réduits que chez *Ch. anderssoni*. Il est peu probable, malgré tout, qu'il s'agisse d'une espèce nouvelle, mais notre méconnaissance des formes de Samos (WEBER, 1905 ; ANDREE, 1921), et de leur biochronologie, interdit malheureusement toute conclusion ferme.

Chilotherium ? sp.

MATÉRIEL : KTB-59 est l'unique spécimen du niveau supérieur qui puisse être rapporté à ce genre. C'est un maxillaire avec ses dents extrêmement usées, le départ de l'arcade zygomatique, et l'apophyse post-glénoïde sans contact avec le reste du crâne mais en place dans le gisement.

DESCRIPTION ET COMPARAISONS

Plus rien n'est visible de la morphologie dentaire. L'os maxillaire est brisé sous le bord de l'échancrure nasale, qui devait être parcouru par un sillon issu de l'un des foramens infra-orbitaires, comme chez tous les *Chilotherium*. A la différence des formes chinoises, mais comme chez *Ch. persiae*, la zone d'insertion du releveur de la lèvre supérieure ne forme pas de relief, mais cette zone n'est pas non plus déprimée comme chez *Aceratherium incisivum* qui possède aussi une arcade zygomatique nettement plus robuste. Tous ces caractères de KTB-59, en revanche, se retrouvent chez *Aceratherium kiliasi* Geraads & Koufos, 1990, de Pentalophos, qui ne s'en distingue guère que par sa

plus faible taille, de sorte que même la détermination générique de KTB-59 est incertaine. Il est probable, néanmoins, qu'il s'agit de la même espèce que dans le niveau inférieur.

DIMENSIONS : P^2-P^4 = 93 ; M^1-M^3 = 124 ; P^2-M^3 = 213. De l'arrière de M^3 à l'arrière de l'apophyse post-glénoïde : 220. Hauteur de l'arcade zygomatique sous l'orbite : 62. Hauteur, du collet de M^3 à l'orbite : 108+.

CONCLUSION

L'association de Rhinocerotidae de Kemiklitepe est donc assez semblable à celles des collections de Samos et de Maragha, ce qui n'a qu'une signification limitée, vu l'hétérogénéité de ces dernières, qui proviennent de différents niveaux.

Chilotherium semble inconnu avant le Turolien, l'espèce d'Eldar récemment décrite sous ce nom par TSISKARICHVILI (1987, pl. XI, fig.1) ne présentant pas l'élargissement de la région symphysaire propre à ce genre. Celui-ci semble également absent de la plus grande partie de l'Europe, puisqu'on ne l'y trouve qu'en Ukraine et en Moldavie. Il est, en particulier, absent de Grèce.

En Turquie, K. HEISSIG (1975) pensait pouvoir fonder une succession biochronologique sur l'évolution des Rhinocerotidae, mais cette étude n'a malheureusement pas encore été publiée en détail. A Balçiklidere, BECKER-PLATEN *et al.* (1975) ont déterminé "*Diceros neumayri* (kleine Form)" indiquant selon eux un âge vallésien moyen. Il me paraît bien difficile de discuter cet âge sur la base des Rhinocerotidae ; remarquons simplement que, bien que nous ayons récolté en 1990 un matériel relativement abondant, l'augmentation de taille postulée par ces auteurs dans cette espèce reste douteuse.

Remerciements

Les fouilles à Kemiklitepe se sont déroulées dans le cadre de la coopération entre l'Université Paris VI et l'Université d'Istanbul. J'ai aussi bénéficié du soutien de la chaire de Paléoanthropologie et Préhistoire du Collège de France (Prof. Y. COPPENS), qui a financé les missions en relation avec ce travail. Je remercie aussi L. GINSBURG et K. HEISSIG qui m'ont permis d'accéder aux collections dont ils ont la responsabilité et ont accepté de relire et corriger le manuscrit.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANDREE, J., 1921. — Rhinocerotiden aus dem Unterpliocän von Samos. *Paläont. Z.*, **3** : 190-212.

BECKER-PLATEN, J. D., O. SICKENBERG & H. TOBIEN, 1975. — Vertebraten-Lokalfaunen der Türkei und ihre Altersstellung. *Geol. Jb.*, B, **15** : 47-100.

BORSUK-BIALYNICKA, M., 1969. — Lower Pliocene Rhinocerotids from Altan Teli, Western Mongolia. *Palaeont. pol.*, **21** : 73-92.

GERAADS, D., 1988. — Révision des Rhinocerotinae (Mammalia) du Turolien de Pikermi. Comparaison avec les formes voisines. *Ann. Paléontol.*, **74** (1) : 13-41.

GERAADS, D., & G. KOUFOS, 1990. — Upper Miocene Rhinocerotidae (Mammalia) from Pentalophos-1, Macedonia, Greece. *Palaeontographica*, **210** (4-6) : 51-168.

GUÉRIN, C., 1980. — Les Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. *Doc. Lab. Géol. Lyon*, **79** : 1-1184.

HEISSIG, K., 1975.— Rhinocerotidae aus den Jungtertiär Anatoliens. *Geol. Jb.*, **15** : 145-151.

NIEZABITOWSKI, E., 1913.— Uber das Schädelfragment einer Rhinocerotiden von Odessa. *Bull. Acad. Sci. Cracovie*, B, 1913 : 223-235.

PAVLOV, M., 1915.— Mammifères tertiaires de la Nouvelle Russie, 2ème partie. *Nouv. Mém. Soc. Imp. Natur. Moscou*, **17** (4) : 1-52.

QIU ZHAN XIANG & YAN DEFA, 1982.— A horned *Chilotherium* skull from Yushe, Shansi. *Vertebr. Palas.*, **20** (2) : 122-132.

RINGSTRÖM, T., 1924. — Nashörner der *Hipparion*-Fauna Nord-Chinas. *Pal. Sin.*, C, **1** (4) : 1-156.

TSISKARICHVILI, G. V., 1987. — [Rhinocerotidae de la fin du Tertiaire du Caucase]. Académie des Sciences de Géorgie, Tbilissi, 141 p. (en russe).

WEBER, M., 1904-1905. — Uber Tertiäre Rhinocerotiden von der Insel Samos. *Bull. soc. Imp. Natur. Moscou*, **17** (4) : 477-501 (1904) ; **18** (4) : 344-363 (1905).

PLANCHE 1

1 — *Chilotherium* aff. *persiae*, KTD-2, mandibule : a, vue antérieure ; b, vue supérieure ; c, vue latérale. (Échelle = 10 cm.)

2 — *Chilotherium* aff. *persiae*, KTD-15, DP^2-DP^3. (Échelle = 5 cm.)

1. Chilotherium *aff* persiae, *KTD-2, mandible : a, anterior view ; b, superior view ; c, lateral view (scale = 10 cm).* — *2.* Chilotherium *aff.* persiae, *KTD-15,* DP^2-DP^3 *(scale = 5 cm).*

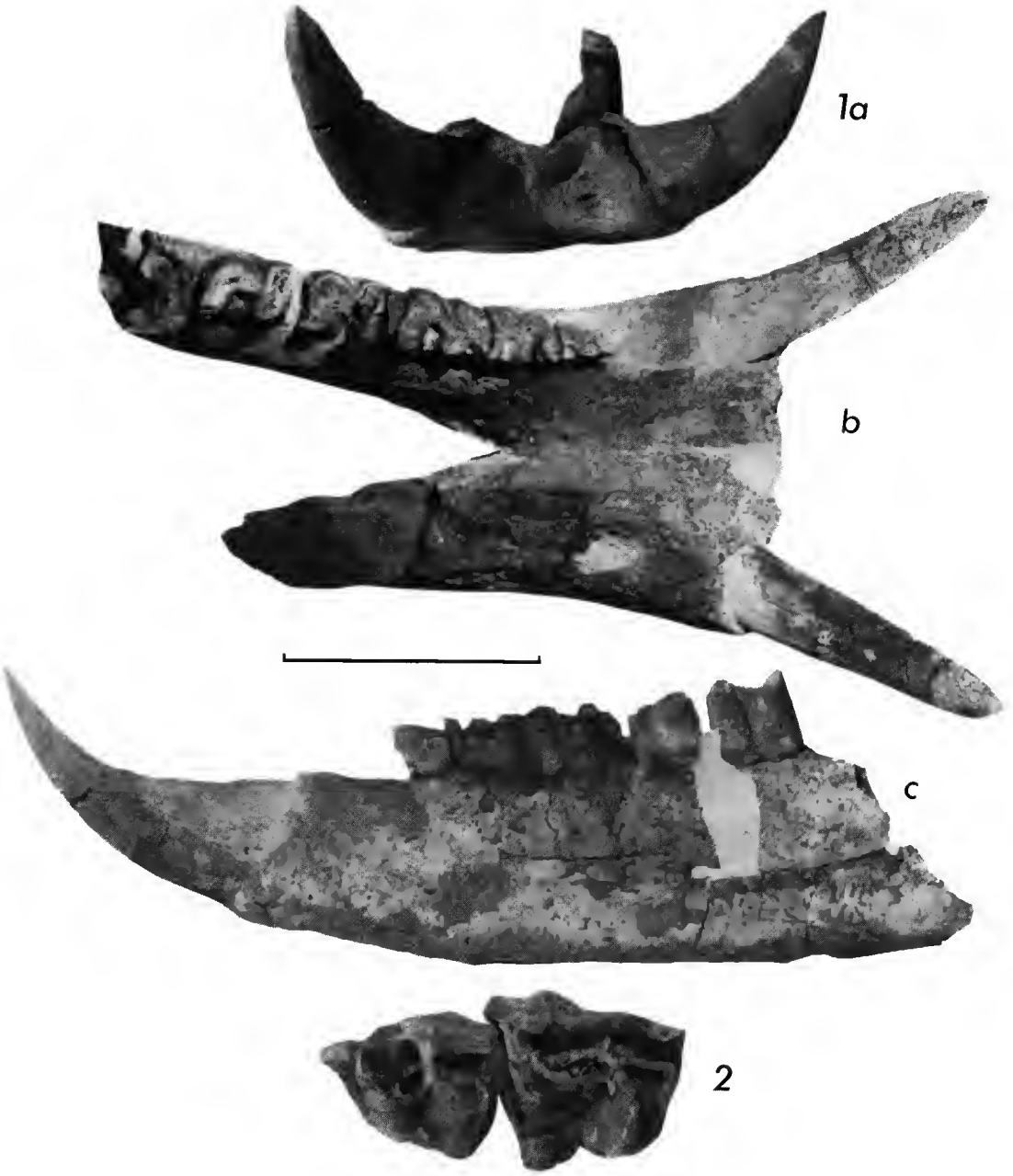


PLANCHE I

PLANCHE II

1 — *Dicerorhinus pikermiensis* ? KTD-14 : éléments d'un pied gauche. (Échelle = 8 cm.)

2 — *Chilotherium* aff. *persiae*, KTD-58, pied gauche. (Échelle = 8 cm.)

3 — Même spécimen que la figure 2, astragale, vue plantaire. Les flèches indiquent les surfaces supplémentaires de contact avec le calcanéum. (Échelle = 6 cm.)

4 — *Chilotherium persiae*, MNHNP n° MAR-1365, Maragha, astragale gauche, vue plantaire. (Échelle = 6 cm.)

5 — *Ceratotherium neumayri*, KTD-7, astragale gauche, vue plantaire. (Échelle = 8 cm.)

1. Dicerorhinus pikermiensis *? KTD-14, part of a left pes (scale = 8 cm).* — *2.* Chilotherium *aff.* persiae, *KTD-58, left pes (scale = 8 cm).* — *3. Same specimen as figure 2, plantar view of talus ; arrows point to the supplementary articular facets for calcaneus (scale = 6 cm).* — *4.* Chilotherium persiae, *MNHNP n° MAR-1365, Maragha, left talus, plantar view (scale = 6 cm).* — *5.* Ceratotherium neumayri, *KTD-7, left talus, plantar view (scale = 8 cm).*

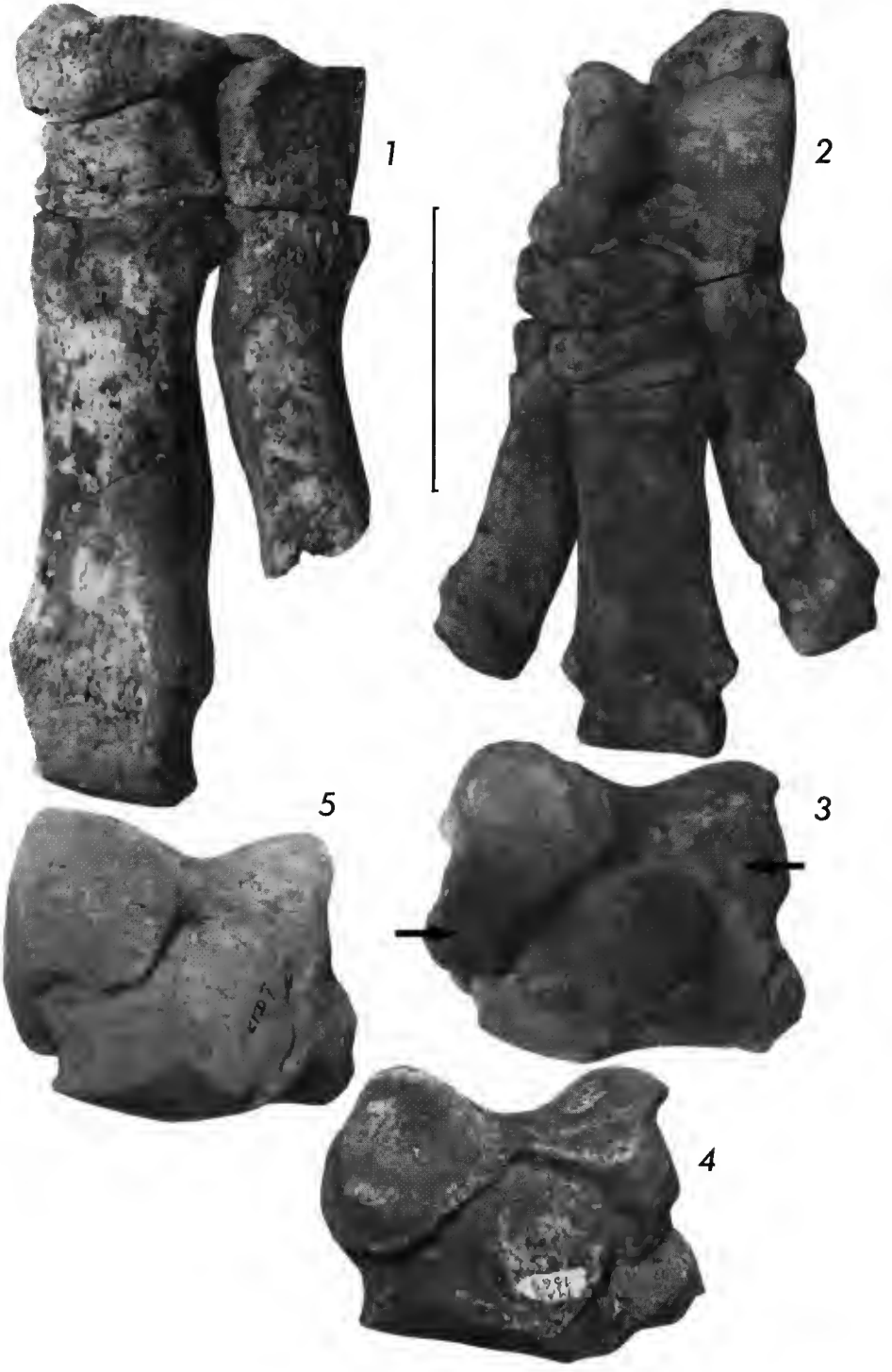


PLANCHE II

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994,
section C, n° 1 : 97-111.

Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie : 5. Rongeurs, Tubulidentés et Chalicothères

par Sevket SEN

Résumé. — Le niveau fossilifère supérieur de Kemiklitepe (gisements de KTA et KTB) ont livré les restes de deux rongeurs (*Hystrix primigenia* et *Pseudomeriones* sp.), d'un Tubulidenté (*Orycteropus gaudryi*) et d'un chalicothère (*Ancylotherium* cf. *pentelicum*). *Hystrix* et *Orycteropus* sont représentés par plusieurs spécimens dentaires, tandis que les deux autres taxons sont rares. Les environnements sédimentaires de Kemiklitepe ne sont pas favorables pour la concentration des restes de micromammifères. *H. primigenia* a été comparé tour à tour à ceux des autres gisements. On observe des variations importantes de la morphologie dentaire, en particulier sur les P^4 et P_4. Le matériel de Weze en Pologne semble être une forme dérivée et différente de cette espèce. *O. gaudryi* est similaire à celui de Samos, mais différent des espèces vallésiennes de Turquie, Algérie et Kenya. L'ensemble des taxons décrits dans cette note étant également connus à Samos dans les niveaux supérieurs, un âge similaire, Turolien moyen ou supérieur, pourrait être proposé pour ces gisements.

Abstract. — The upper bone beds of Kemiklitepe (localities KTA and KTB) have yielded the remains of two rodents (*Hystrix primigenia* and *Pseudomeriones* sp.), of one tubulidentate (*Orycteropus gaudryi*) and one chalicotherid (*Ancylotherium* cf. *pentelicum*). Several specimens have been found belonging to *Hystrix* and *Orycteropus*, whereas the two other taxa are rare. The depositional environments at Kemiklitepe do not seem suitable to preserve the remains of small mammals. *H. primigenia* from Kemiklitepe was compared with specimens from other localities. It appears that the individuals attributed to this species from Weze in Poland have derived characters, and they might belong to a different species. *O. gaudryi* is similar to that of Samos, but different from the Vallesian species already known in Turkey, Algeria and Kenya. All species described in this paper are also found in the Island of Samos in the upper fossiliferous horizons. So, a similar age, middle or late Turolian, can be suggested for the upper bone beds of Kemiklitepe.

S. SEN, *URA 1761 du CNRS, Université P. et M. Curie, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, 75252 Paris cedex 05, France*

INTRODUCTION

Les taxons traités dans cette note sont les raretés des faunes de Kemiklitepe, dominées par des Equidae, Bovidae et Giraffidae.

A Kemiklitepe, trois niveaux différents ont livré des restes de mammifères (SEN *et al.*, même volume). Tous les spécimens, sauf un palais d'*Hystrix*, étudiés dans cette note, proviennent du niveau

supérieur, fouillé dans deux secteurs éloignés d'une centaine de mètres (gisements KTA et KTB). C'est le niveau le plus riche en fossiles où les restes de mammifères sont concentrés dans des poches. Un palais d'*Hystrix* a été extrait d'un banc de grès compact (niveau à *Hystrix*), situé à peine un mètre sous le niveau supérieur et qui affleure dans le ravin principal de Kemiklitepe. Aucun autre spécimen n'a pu être dégagé de ce niveau. Le gisement de KTD, situé environ 15 m plus bas, n'a livré aucun des taxons décrits ci-dessous.

La situation géographique et le contexte géologique et stratigraphique des gisements de Kemiklitepe sont exposés dans une autre note (SEN *et al.*, même volume).

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Ordre RODENTIA Bowdich, 1821

Famille HYSTRICIDAE Burnett, 1830

Genre **HYSTRIX** Linnaeus, 1758

ESPÈCE-TYPE : *H. cristata* Linnaeus, 1758.

Hystrix primigenia (Wagner, 1848)
(Fig. 1 ; pl. I, 1 et 2)

LOCALITÉ-TYPE : Pikermi, Attique, Grèce.

MATÉRIEL : Palais avec P^4-M^3 droites et gauches (KT-1) ; fragment de maxillaire gauche avec M^2-M^3 (KTA-17) ; mandibule gauche avec incisive et sans dents jugales (KTA-68) ; mandibule droite avec incisive et P_4 (KTA-69).

DESCRIPTION

Maxillaire et dents supérieures

Sur le fragment de palais, il existe une dépression à fond plat en avant de la P^4. Cette dépression existe également chez *H. indica*, mais est absente chez *H. cristata*. La face labiale du maxillaire possède un petit foramen au-dessus du point d'insertion de l'arc jugal et un autre grand et ovale, foramen sphenopalatinum, situé un centimètre au-dessus du bord alvéolaire et à l'aplomb du contact M^1-M^2 (fig. 1a). Ce même foramen a une forme en goutte d'eau très étirée et oblique chez *H. cristata*, tandis qu'il est plus court et plus rond chez *H. indica*, mais en tout cas différent en forme et en orientation de celui de notre spécimen. Sur le crâne de Weze en Pologne, il est "large and obliquely placed" (SULIMSKI, 1960 : 324). Il serait intéressant de vérifier sur d'autres crânes de porc-épics fossiles la forme et la position de ce foramen afin de comprendre son intérêt taxonomique.

Les rangées dentaires sont divergentes vers l'avant. La largeur du palais est de 13,9 mm entre les M^3 et 15,9 mm entre les P^4. Sur la P^4, le synclinal antéro-labial est en connexion avec le sinus. Ce caractère n'a pas été observé jusqu'à présent sur les P^4 des *Hystrix* fossiles. D'habitude, deux crêtes issues du protocône et le reliant au paracône et au mésolophe (?) séparent ces deux sillons. Cette observation montre une fois de plus que la morphologie de la surface occlusale des dents jugales est sujette à des variations, dues non seulement à l'usure, mais aussi à une grande hétérogénéité

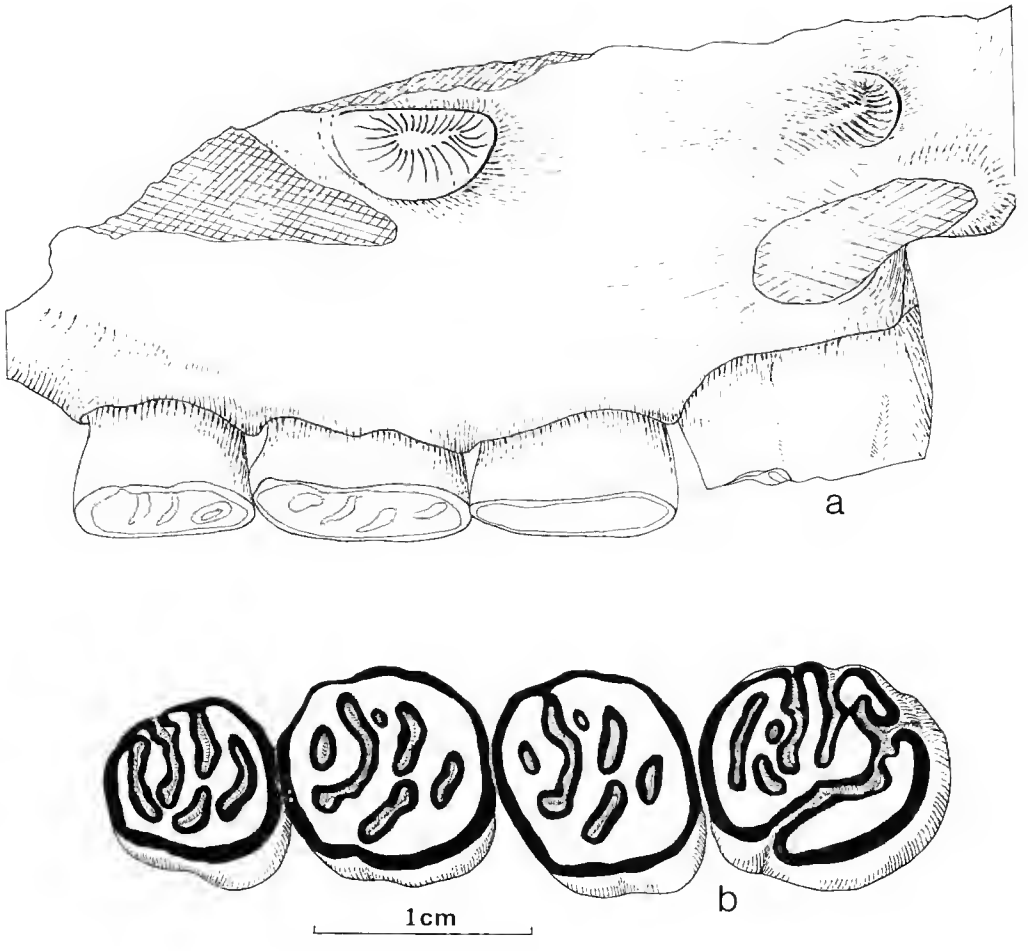


FIG. 1. — *Hystrix primigenia* de Kemiklitepe : a, vue labiale du maxillaire droit ; b, rangée dentaire P^4-M^3 droite (KT-1).

Hystrix primigenia *from Kemiklitepe : a, labial view of the right maxilla ; b, right tooth row with P^4-M^3 (KT-1).*

intraspécifique (voir discussions in SEN & KOVATCHEV, 1987 ; DE BONIS *et al.*, 1992). Les autres caractères de la P^4 sont identiques à ceux que l'on connaît déjà chez *H. primigenia*. Le degré d'usure des molaires diminue de la M^1 à la M^3, indiquant ainsi leur ordre d'éruption. Les synclinaux sont transformés en six îlots d'émail, nombre qui est fréquemment observé chez des *H. primigenia* de différentes localités (DE BONIS *et al.*, 1992).

TABLEAU I. — Mesures comparées des dents jugales supérieures provenant de cinq localités et attribuées à *Hystrix primigenia*. Pour les gisements de Dytiko-3, Kalimanci et Weze, les mesures correspondent à la moyenne obtenue sur la totalité des spécimens trouvés. En ce qui concerne la systématique de la forme de Weze, voir discussion dans le texte.

Dents		KT-1 Dr.	KT-1 G.	Pikermi	Dytiko-3	Kalimanci	Weze
P^4	L	11,1	11,0	11,0	11,3	11,9	13,2
	l	9,9	10,2	11,4	11,4	12,3	11,8
M^1	L	9,3	9,1	10,1	9,2	10,7	11,0
	l	9,8	9,7	11,4	12,6	11,4	10,0
M^2	L	9,7	9,9	9,8	9,4	10,2	11,0
	l	9,5	—	10,9	11,0	10,4	10,0
M^3	L	8,1	7,9	9,4	9,1	9,5	10,0
	l	7,8	7,8	10,0	8,4	9,2	9,0

Mandibule et dents inférieures

Les deux mandibules trouvées à Kemiklitepe appartiennent à deux individus différents, mais de taille identique. L'incisive inférieure (9,5 × 7,2) porte sur sa face antérieure cinq sillons de profondeur variée. Chez les porc-épics actuels, cette surface est lisse. Le diastème a une courbure nettement moins accentuée que chez *H. cristata* et *H. indica*. De même, la branche horizontale de la mandibule est effilée sur ces spécimens, comme sur celui de Pikermi (GAUDRY, 1862, pl. 18), alors qu'elle est très haute chez les espèces actuelles. De ce point de vue, l'indice "hauteur de la mandibule entre P_4-M_1 × 100/longueur alvéolaire P_4-M_3" est très significatif : il est de 65,2 sur le spécimen KTA-69, 53,4 à Kalimanci, 56,3 à Pikermi, 61,3 à Serrat-d'en-Vacquer, mais bien plus élevé chez *H. cristata* (78,5 en moyenne sur 10 individus dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris). La hauteur de la mandibule est en fait liée au degré d'hypsodontie des dents jugales. Il va sans dire que les dents jugales sont bien plus hypsodontes chez *H. cristata* que chez tous les spécimens attribués jusqu'à présent à *H. primigenia*.

Des dents jugales inférieures, seule la P_4 (12,2 × 10,9) est conservée. Il s'agit d'une dent usée qui porte sept îlots d'émail. Le sillon de la face labiale descend jusqu'à la base de la couronne.

COMPARAISONS

Les spécimens décrits ci-dessus ressemblent étroitement à ceux de Pikermi, la localité-type de *H. primigenia*. Leurs dimensions sont identiques ; les rares différences de détail dans la morphologie des dents supérieures sont à mettre au compte du degré d'usure et de la variation individuelle. La forme de Kemiklitepe peut être attribuée sans hésitation à *H. primigenia*.

Des restes de porc-épics de taille et de morphologie similaires ont également été décrits de Dytiko 3, Alifakas et Halmyropothamus en Grèce (voir DE BONIS *et al.*, 1992). La présence de cette espèce à Samos a été mentionnée (SOLOUNIAS, 1981), mais il n'existe aucune description dans la littérature. En dehors de la Grèce, cette espèce a été trouvée en Bulgarie (Kalimanci IV), Yougoslavie (Umen Dol), Pologne (Weze), France (Serrat-d'en-Vacquer) et Espagne (Villarroya et Layna).

Les spécimens de Kalimanci sont similaires en morphologie à ceux de Pikermi, mais légèrement plus grands en taille (SEN & KOVATCHEV, 1987). Peut-on en déduire un âge un peu plus récent pour le gisement de Bulgarie ?

Le crâne d'Umen Dol, très mal illustré, a des dents jugales avec des dimensions identiques à celles de Pikermi. GAREVSKI (1956) n'a mentionné aucune différence morphologique notable. Tous ces gisements sont du Turolien. D'autres gisements, d'âge ruscinien, ont aussi livré des porc-épics attribués à *H. primigenia*. Les formes pliocènes se caractérisent par des dimensions des P^4 et P_4 un peu plus grandes et la M_3 plus gracile que celles du Turolien. Il en est ainsi des spécimens trouvés à Weze, Serrat-d'en-Vacquer, Villarroya et Layna (SULIMSKI, 1960 ; DEPÉRET, 1890 ; AGUSTI *et al.*, 1987). Les dimensions des autres molaires restent similaires à celles des formes turoliennes. La réduction de la partie postérieure de la M_3, observée à Serrat-d'en-Vacquer et Villarroya, donne à cette dent un aspect plus effilé, tandis que chez les formes turoliennes cette dent a une forme plutôt rectangulaire. Quelques caractères nouveaux, tels que la présence de cinq synclinaux et d'un sillon antérieur sur la P^4 et la P_4, une plus grande hypsodontie des prémolaires et molaires, peuvent être observés sur les spécimens de Weze. Enfin, ajoutons à ces différences le parallélisme des rangées dentaires supérieures, tandis qu'elles sont divergentes vers l'avant sur tous les autres crânes attribués à *H. primigenia*. Ces différences interdisent d'assimiler le matériel de Weze à *H. primigenia*. L'examen attentif des pièces originales de Weze, peut-être même de celles de certains autres gisements pliocènes, pourrait révéler l'existence d'une nouvelle espèce, vraisemblablement dérivée de *H. primigenia*.

Famille GERBILLIDAE Gray, 1825

Genre **PSEUDOMERIONES** Schaub, 1934

ESPÈCE-TYPE : *P. abbreviatus* (Teilhard, 1926).

Pseudomeriones sp.

(Fig. 2)

MATÉRIEL : Fragment de M_2 gauche (KTB-99) et M_3 droite (KTB-100 ; 1,05 × 1,17).

DESCRIPTION ET COMPARAISON

De la M_2 il ne reste que la moitié postéro-linguale. La forme ouverte et l'orientation transverse du sillon lingual, ainsi que l'aspect triangulaire de l'entoconide ne laissent pas de doute sur l'identification de cette dent comme une M_2 de *Pseudomeriones*.

La M_3 présente un profond sillon lingual et une dépression sur la muraille labiale. Ces deux molaires ne sont pas suffisamment caractéristiques pour une détermination spécifique.

Dans la région égéenne, *Pseudomeriones* est connu avec au moins trois espèces (SEN, 1982 ; DE BRUIJN, 1989 ; SÜMENGEN *et al.*, 1990) qui ont une distribution temporelle de MN10/MN11 à MN15.

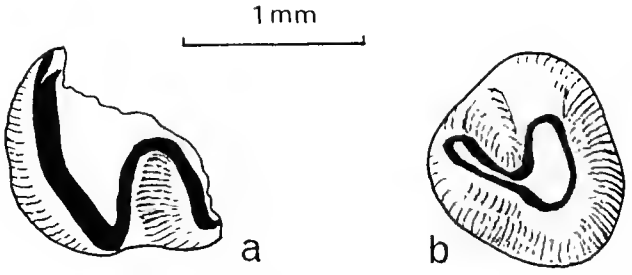


FIG. 2. — *Pseudomeriones* sp. de Kemiklitepe : a, fragment de M_2 gauche ; b, M_3 droite. KTB-99 et 100.

Pseudomeriones *sp. from Kemiklitepe : a, fragment of left M_2 ; b, right M_3 (KTB-99 et 100).*

Ordre TUBULIDENTATA Huxley, 1872

Famille ORYCTEROPODIDAE Bonaparte, 1852
[= Orycteropidae, Gray, 1821]

Genre **ORYCTEROPUS** Geoffroy, 1795

ESPÈCE-TYPE : *Orycteropus afer* (Pallas, 1766).

Orycteropus gaudryi Major, 1888
(Fig. 3 ; pl. I, 3 et 4)

LOCALITÉ-TYPE : Samos, Quarry A (voir SOLOUNIAS, 1981).

MATÉRIEL : Mandibule gauche avec P_2-M_3, maxillaire gauche avec M^1-M^3, M_1 droite isolée (10,7 × 7,2) et P^4 gauche isolée (6,6 × 4,8). Spécimens numérotés KTB-94 à 97.

MENSURATIONS : Sur la mandibule P_2 (6,3 × -), P_3 (6,9 × 3,3), P_4 (8,3 × 4,4), M_1 (11,1 × 7,0), M_2 (11,6 × 8,0) et M_3 (9,0 × 6,9). Sur le maxillaire M^1 (10,6 × 7,3), M^2 (10,9 × 8,3) et M^3 (7,6 × 6,5).

DESCRIPTION

La P^4 est un peu plus large à l'arrière qu'à l'avant ; la dépression labiale est plus accentuée que du côté lingual.

Les molaires supérieures sont bilobées à cause d'un sillon labial qui entaille un tiers de la largeur et d'une nette depression linguale. La M^2 est la molaire la plus grande de la série. La M^3 a un lobe postérieur réduit. Le bord antérieur des molaires est rectiligne.

Sur la mandibule, la partie antérieure de la branche horizontale et toutes les apophyses de la branche montante manquent. La hauteur et l'épaisseur du corps mandibulaire diminuent de l'arrière vers

l'avant : la partie la plus épaisse (12,4 mm) se situe sous la M_2, tandis que le maximum de sa hauteur (19,9 mm) est atteint sous la M_3.

Il n'y a pas de diastème entre les prémolaires ou les molaires : toutes les dents préservées se touchent. Les prémolaires sont relativement longues, pointues et avec une arête sommitale déplacée vers l'avant (dissymétrie) ; elles sont plus larges à l'arrière qu'à l'avant.

Les molaires inférieures possèdent un sillon labial et un autre lingual moins profond que le précédent ; ces deux sillons rendent ces dents bilobées. La M_2 est, en longueur et en volume, plus grande que les autres. Sur une M_1 isolée, la hauteur est de 16 mm. Le lobe postérieur de la M_3 est réduit.

Sur les molaires, aussi bien supérieures qu'inférieures, le bord antérieur est rectiligne et le bord postérieur plus ou moins arrondi.

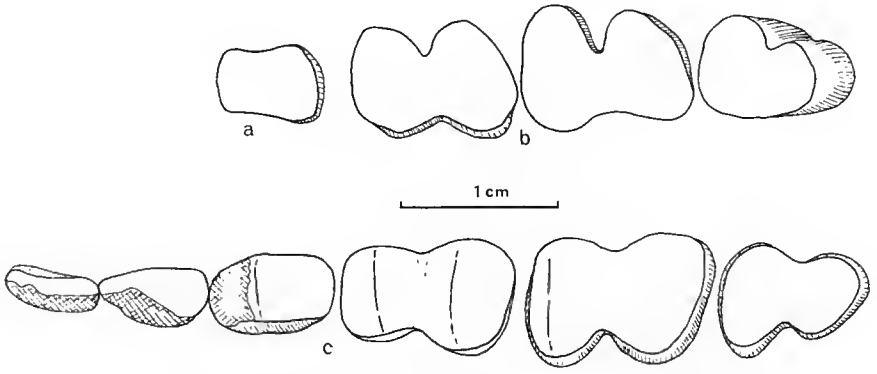


FIG. 3. — *Orycteropus gaudryi* de Kemiklitepe : a, P^4 gauche (KTB-97) ; b, M^1-M^3 gauche (KTB-95) ; c, P_2-M_3 gauche (KTB-94).

Orycteropus gaudryi *from Kemiklitepe : a, eft P^4 (KTB-97) ; b, left M^1-M^3 (KTB-95) ; c, left P_2-M_3 (KTB-94).*

COMPARAISONS

Les oryctéropes actuels dont la répartition géographique recouvre pratiquement toute l'Afrique sub-saharienne sont regroupés dans une seule espèce, *O. afer*, avec une dizaine de sous-espèces, races ou variétés. Durant le Néogène, la répartition de ce genre dépasse largement ses limites actuelles : Afrique du Nord, Asie occidentale, sous-continent Indo-Pakistanais, Ukraine, Grèce, France et même Espagne d'après une découverte récente (PICKFORD, comm. pers.). L'espèce actuelle se caractérise par sa grande taille (en général), ses membres robustes, ses prémolaires réduites, ses molaires larges, etc.

Les oryctéropes du Miocène sub-saharien diffèrent de la forme de Kemiklitepe soit par leur petite taille (*O. minutus* et *O. africanus*), soit par leur molaires particulièrement étroites et allongées (*O. chemeldoi*) (voir PICKFORD, 1975).

O. mauritanicus Arambourg,1959, de Bou Hanifia 1 en Algérie, est une autre espèce du Miocène africain. Elle est d'une taille un peu plus grande qu'*O. gaudryi* (fig. 4) et diffère de ce dernier, sur le plan de la morphologie dentaire, essentiellement par deux caractères : 1) les premières molaires supérieures et inférieures dominent en taille et en volume les autres molaires (M^2 et M_2 chez *O. gaudryi*) ; 2) *O. mauritanicus* a des molaires avec des lophes obliques (transverses chez *O. gaudryi*). Ce dernier caractère se retrouve encore plus accentué chez *O. depereti* Helbing, 1933, du Pliocène du

Roussillon. En effet, sur le seul crâne connu de cette espèce, les molaires, et même la P^4, ont des lophes franchement obliques. Cependant, chez cette espèce les M^1 et M^2 ont des dimensions comparables ; autrement dit, il n'y a pas de prédominance de la M^1, comme chez *O. mauritanicus*, ou de la M^2, comme chez *O. gaudryi*. Chez *O. mauritanicus* et *O. depereti*, la P^4 est étroite à l'avant mais presque aussi large que la M^1 à l'arrière. Sur une P^4 isolée de KTB comme sur de nombreux crânes de *O. gaudryi* trouvés à Samos (COLBERT, 1941), la P^4 est de forme presque ellipsoïde, à peine plus large à l'arrière qu'à l'avant.

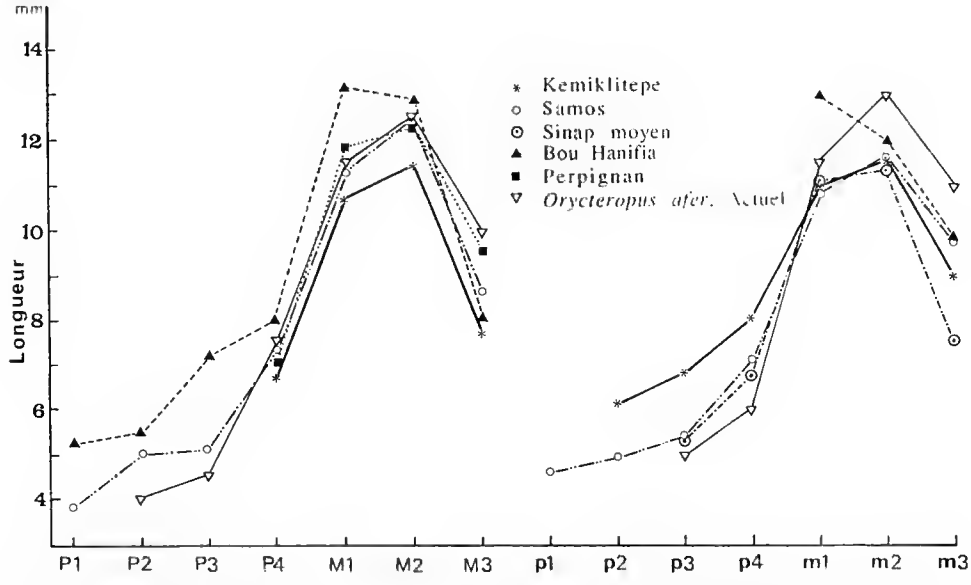


FIG. 4. — Diagramme de comparaison des longueurs des dents jugales chez diverses espèces d'*Orycteropus*. Les données concernant Samos sont les moyennes des dimensions publiées par COLBERT (1941 : 320-321).

Comparison of the lenghts of cheek-teeth for some species of Orycteropus. *Data concerning the Samos material give the mean values of measurements in COLBERT (1941 : 320-321).*

En Asie occidentale, les oryctéropes sont connus dès le Miocène moyen. Le gisement de Belometcheskaya n'a livré qu'une mandibule édentée (GABUNIA, 1956, 1973). En revanche, en Turquie, ce genre a été trouvé dans au moins quatre localités (fig. 3) dont la plus ancienne est Pasalar (base du MN6 ou plus ancien) ; FORTÉLIUS (1990) a attribué à *Orycteropus* sp. les restes trouvés dans ce gisement, dont deux molaires supérieures (10,6 × 7,0). Celle illustrée par FORTÉLIUS ressemble étrangement, bien qu'un peu plus petite en taille, à une M^2 d'*O. gaudryi* en raison de sa bilobation dissymétrique et de son bord antérieur rectiligne.

Du Vallésien de Sinap moyen en Turquie, OZANSOY (1965) a décrit *O. pottieri*. La mandibule illustrée par OZANSOY provient du gisement Loc. I (= Loc. 8a de l'équipe internationale qui poursuit les recherches depuis 1989) dans le lieu-dit Igdelik Vadisi. Les fouilles effectuées dans cette même localité en 1972 par E. HEINTZ, L. GINSBURG et S. SEN ont permis de trouver un autre fragment de mandibule. Ces spécimens ont un corps mandibulaire un peu plus gracile que chez *O. gaudryi* ; le nombre des alvéoles montre que la canine et toutes les prémolaires sont conservées. Les P_3 et P_4 sont

très courtes comparées à celle d'*O gaudryi*, et séparées entre elles et des dents voisines par des diastèmes. Sur la mandibule de Kemiklitepe, ainsi que chez *O. gaudryi* de Samos, ces dents sont allongées et les diastèmes qui les séparent sont soit inexistants, soit très courts.

Une autre particularité de cette espèce est la forme en 8 des M_1 et M_2, due aux sillons lingual et labial profonds et aux bords arrondis de ces dents. La mandibule illustrée par OZANSOY (1965, pl. VII, fig. 3) appartient à un individu relativement jeune. La seconde mandibule trouvée en 1972 représente un individu assez âgé, mais avec la même morphologie. Cela confirme la stabilité des caractères observés par OZANSOY pour définir une nouvelle espèce à Sinap moyen, différente d'*O. gaudryi*.

Des Sivaliks du Pakistan, COLBERT (1933) a décrit deux nouvelles espèces sur un matériel particulièrement maigre : *O. browni* avec un fragment de maxillaire portant M^2-M^3, et *O. pilgrimi* à partir d'une M_2 isolée. LEWIS (1938) a complété la description d'*O. pilgrimi* avec un crâne et une mandibule fragmentaires. Ces spécimens proviennent de la formation de Dhok Pathan, près de Hasnot et de Mathrala respectivement, sur le plateau de Potwar. Plus tard, PICKFORD (1978) a démontré que la différence de taille sur laquelle COLBERT s'est fondé pour distinguer deux espèces n'est en fait que le résultat du degré d'usure des dents et que ces deux espèces sont synonymes, *O. browni* ayant la priorité de la description. Aussi bien COLBERT que PICKFORD ont reconnu les ressemblances de cette forme

Etage	Afrique*	France	Grèce	Turquie	Iran Géorgie	Sivaliks Localités**
Ruscinien	Kanjera Shungura	Perpignan				
---	---	---	---	---	---	---
Turolien	Lothagam Lukeino		Dytikol Q5 Samos QA,1 Q4 Pentalophos	KTB Mahmutgazi	Maraghch	11604 13901 K13/322
---	---	---	---	---	---	_29997___
Vallesien	Bou Hanifia Ngorora			Kayadibi Sinap Loc 8 " " 12		29840
---	---	---	---	---	---	_29999___
Astaracien	F. Ternan			Sinap Loc 64 Sofça Candir Pasalar	Belometch.	4346, 797 K13/448 101259
---	---	---	---	---	---	---
Orléanien	Rusinga Mfwangano Songhor Napak					

FIG. 5. — Distribution spatio-temporelle du genre *Orycteropus* dans les gisements néogènes. * d'après PICKFORD (1975) ; ** d'après PICKFORD (1978).

Spatio-temporal distribution of Orycteropus *species in the Neogene localites. * after PICKFORD (1975) ; ** after PICKFORD (1978).*

avec *O. gaudryi* ; à ce propos, PICKFORD (1978 : 39) remarque qu'*O. browni* est "appreciably smaller than the living form *O. afer*, but only slightly smaller than *O. gaudryi* of Samos", mais deux lignes plus loin il trouve *O. browni* "very similar in size and morphology to *O. gaudryi*". Cet auteur a également décrit des nouvelles pièces dentaires et post-crâniennes provenant des formations de Chinji et de Nagri sous le nom d'*Orycteropus* sp. Tout ce matériel devrait être réétudié pour mieux identifier les affinités systématiques et les rapports phylétiques des formes des Sivaliks. Néanmoins, il est désormais évident que les oryctéropes ont existé dans les Sivaliks durant tout le Miocène supérieur, sinon depuis le Miocène moyen (fig. 5).

O. gaudryi est l'espèce fossile la mieux connue grâce à l'abondant matériel trouvé à Samos (COLBERT, 1941). Le matériel de Kemiklitepe peut lui être attribué sans hésitation puisque ses dimensions (fig. 4) et ses caractères dentaires entrent dans la variation intra-spécifique observée par COLBERT (1941).

Suite à cette étude, il est possible d'identifier certaines tendances évolutives chez les Orycteropodidae :

— l'augmentation de la taille ;
— l'élargissement du crâne ;
— l'allongement du museau ;
— la disparition ou la réduction de la canine et des prémolaires ;
— la réduction des troisièmes molaires ;
— l'orientation obliques des lophes des molaires.

Cependant, si les relations phylétiques entre certaines espèces, par exemple entre *O. mauritanicus* et *O. depereti*, semblent démontrées, il paraît prématuré et extrêmement hasardeux de dresser un schéma phylétique incluant toutes les espèces connues. Les données disponibles semblent indiquer une origine africaine pour les Orycteropodidae.

Ordre PERISSODACTYLA Owen, 1848

Famille CHALICOTHERIIDAE Gill, 1872

Genre **ANCYLOTHERIUM** Gaudry, 1862

ESPÈCE-TYPE : *A. pentelicum* (Gaudry & Lartet, 1856).

Ancylotherium cf. **pentelicum** (Gaudry & Lartet, 1856)
(Pl. I, 5 ; tabl. II)

MATÉRIEL : Métatarse II droit, KTB-93.

DESCRIPTION ET COMPARAISON

Ce spécimen appartient à un individu adulte puisque les épiphyses sont totalement fusionnées. Son aspect trapu, l'orientation de la quille distale, l'emplacement et la forme des surfaces articulaires, des tubérosités et des crêtes permettent de l'identifier comme un MtII. Chez *Chalicotherium* (voir

ZAPFE, 1979 : fig. 126), cet os est très massif, avec un indice de robustesse (DAP prox. × 100/Longueur) supérieur à 50 (39,3 sur KTB-93). De même, la quille articulaire est courte chez *Chalicotherium* tandis qu'elle occupe un tiers de la longueur de l'os sur ce spécimen. Ces caractères ainsi que bien d'autres relatifs à la morphologie interdisent tout rapprochement avec les espèces de *Chalicotherium*.

Sur la face dorsale, la surface articulaire de la quille est orientée vers le côté latéral. Deux tubérosités placées au-dessus de la quille se prolongent en crêtes qui se rejoignent vers les deux tiers supérieurs de la diaphyse. Sur les spécimens de Pikermi (GAUDRY, 1862 : pl. 20), ces structures sont nettement moins prononcées que sur KTB-93. Le bord latéral de l'épiphyse proximale montre un fort épaississement. Cette face est recouverte de nombreuses rugosités, surtout du côté latéral.

Sur la face ventrale, la quille articulaire occupe le tiers de la longueur de l'os. Un processus allongé en forme de crête oblique fait suite à la face médiane de la quille. Dans le tiers proximal de l'os, la partie médiane montre un fort épaississement et des rugosités, tandis que la partie latérale est lisse.

Sur la face médiane, de nombreuses rugosités s'observent sur les tiers distal et proximal. Les deux petites facettes articulaires (pour le MtIII) sont allongées dans le sens dorso-ventral. La face latérale de l'os ne présente pas de surface articulaire. La face proximale et la facette articulaire avec le cuboïde sont abîmées.

La morphologie et les dimensions de cet os sont similaires à celles d'*Ancylotherium pentelicum* de Pikermi (tabl. II), d'après les MtII figurés par GAUDRY (1862) et ZAPFE (1979). Les spécimens de Pikermi présentent des super-structures (tubérosités, crêtes et rugosités) un peu moins prononcées que celles de KTB-93. Les dimensions données par ces auteurs (tabl. II) indiquent d'ailleurs des individus un peu plus graciles à Pikermi qu'à Kemiklitepe. En attendant des spécimens plus nombreux, il convient d'attribuer cet os à *Ancylotherium* cf. *pentelicum*.

TABLEAU II. — Dimensions des MtII d'*Ancylotherium* provenant de Kemiklitepe et de Pikermi.

	KTB-93	**Pikermi** GAUDRY (1862)	**Pikermi** ZAPFE (1979)
Longueur	125,4	130	—
DT prox.	48,3	26	44
DAP prox.	49,4	40	53
DT dist.	54,2	50	57
DAP dist.	64,7	—	52,5

CONCLUSIONS

Les quatre taxons décrits dans cette note, *Hystrix primigenia*, *Pseudomeriones* sp., *Orycteropus gaudryi* et *Ancylotherium* cf. *pentelicum*, sont parmi les éléments rares des faunes de Kemiklitepe. Ils proviennent tous du niveau fossilifère supérieur (gisements KTA et KTB), et aucun du niveau inférieur (KTD). Certains d'entre eux sont décrits en Turquie pour la première fois, bien qu'au niveau générique tous aient été déjà signalés dans divers gisements. Il convient de souligner que ces genres et espèces existent également à Samos, à moins de 250 km à l'ouest de Kemiklitepe, dans les gisements des niveaux supérieurs (Quarries QA, Q1, Q4 et Q5, voir SOLOUNIAS, 1981).

L'étude d'*H. primigenia* montre une fois de plus la variation intra-spécifique de la morphologie dentaire, due non seulement au degré d'usure, mais aussi au grand polymorphisme de cette espèce. Bien que présent dans de nombreux gisements d'Europe orientale et occidentale, *H. primigenia* n'est

connu que par un matériel relativement rare et assez fragmentaire. De ce fait, il est difficile d'identifier des tendances évolutives et, par conséquent, d'utiliser ce taxon pour la biostratigraphie.

Les oryctéropes néogènes sont très diversifiés dans le temps et dans l'espace. Leur schéma dentaire simplifié et l'état fragmentaire du matériel fossile ont conduit à négliger ce groupe dans les comparaisons biostratigraphiques. Or il apparaît que par l'étude de la morphologie des dents et des éléments crâniens et post-crâniens il est possible d'identifier les taxons et de mettre en évidence leurs rapports phylétiques. Ce groupe semble prometteur pour la biostratigraphie et pour les corrélations biogéographiques entre diverses régions du pourtour méditerranéen.

Remerciements

Lors de l'étude de l'oryctérope de Kemiklitepe, les conseils et indications bibliographiques de Martin PICKFORD ont été bien utiles. Les suggestions des rapporteurs, Claude GUÉRIN et Dees VAN WEERS, ont enrichi cette note. Les photographies sont dues à Claude ABRIAL.

RÉFÉRENCES

AGUSTI, J., S. ARBIOL & E. MARTIN-SUAREZ, 1987. — Roedores y lagomorfos (Mammalia) del Pleistoceno inferior de Venta Micena (depresion de Guadix-Baza, Granada). *Paleont. Evol.*, Barcelona, Mem. spec. **1** : 95-107, 7 fig., 1 pl.

ARAMBOURG, C., 1959. — Vertébrés continentaux du Miocène supérieur de l'Afrique du Nord. *Publ. Serv. Carte géol. Algérie*, Alger, N.S. Paléont., mém. **1** : 161 p., 53 fig., 18 pl.

BONIS, L. DE, G. BOUVRAIN, D. GERAADS & G. D. KOUFOS, 1992. — A skull of *Hystrix primigenia* from the late Miocene of Macedonia (Greece). *N. Jb. Geol. Palaont. Mh.*, H, **2** : 75-87, 5 fig., 3 tabl., Stuttgart.

BRUIJN, H. DE, 1989. — Smaller mammals from the Upper Miocene and Lower Pliocene of the Strimon basin, Greece. Part I - Rodentia and Lagomorpha. *Boll. Soc. paleont. ital.*, **28** (2/3) : 189-195, 6 fig., Modena.

COLBERT, E. H., 1941. — A study of *Orycteropus gaudryi* from the Island of Samos. *Bull. am. Mus. nat. Hist.*, **78** : 305-351, 25 fig., New York.

DEPÉRET, Ch., 1890. — Les animaux pliocènes du Roussillon. *Mém. Soc. géol. Fr.*, Paléontologie, Mém. **3** : 1-194, Paris.

FORTÉLIUS, M., 1990. — Less common ungulate species from Pasalar, middle Miocene of Anatolia (Turkey). *J. human Evol.*, London, **19** : 479-487, 3 fig., 1 tabl.

GABUNIA, L. K., 1956. — An extinct Tubulidentate (*Orycteropus* sp.) from the middle Miocene deposits at Belometcheskaya (North Caucasus). *Dokl. Akad Nauk Azerb. SSR.*, Bakou (en Russe), **12** : 203-206, 1 fig.

— 1973. — La faune de vertébrés fossiles de Belometchetskaya. Mecniereba, Tibilisi, 136 p., 35 fig., 8 tabl., 8 pl.

GAREVSKI, R., 1956. — Neue Fundstellen der Pikermifauna im Mazedonien. *Acta Mus. maced. Sci. nat.*, Skopje, **4** : 69-96, 9 fig.

GAUDRY, A., 1862. — Animaux fossiles et géologie de l'Attique. Ed. Savy, Paris, vol. I : 218 p., vol. II : Atlas.

HELBING, H., 1933. — Ein *Orycteropus*-Fund aus dem Unteren Pliocaen des Roussillon. *Eclog. geol. Helv.*, Basel, **26** : 256-267, 4 fig.

LEWIS, G. E., 1938. — A skull of *Orycteropus pilgrimi*. *Am. J. Sci.*, **36** : 401-405, 1 tabl., 1 pl.

OZANSOY, F., 1965. — Étude des gisements continentaux et des mammifères du Cénozoïque de Turquie. *Mém. Soc. géol. Fr.*, Paris, N.S., **102** : 1-92, 13 fig., 5 tabl., 10 pl.

PICKFORD, M., 1975. — New fossil Orycteropodidae (Mammalia, Tubulidentata) from East Africa. *Orycteropus minutus* sp. nov. and *Orycteropus chemeldoi* sp. nov. *Nederl. J. zool., Amsterdam,* **25** (1) : 57-88, 10 fig., 9 tabl.

— 1978.— New evidence concerning the fossil aardvarks (Mammalia, Tubulidentata) of Pakistan. *Tertiary Res.*, London, **2** (1) : 39-44, 9 fig.

SEN, S., & D. KOVATCHEV, 1987. — The porcupine *Hystrix primigenia* (Wagner) from the late Miocene of Bulgaria. *Proc. K. ned. Akad. Wet.*, B, **90** (4) : 317-323, 3 fig., 1 tabl., Amsterdam.

SOLOUNIAS, N., 1981. — The Turolian fauna from the Island of Samos, Greece. Contr. Vertebr. Evol., 6, S. Karger, Basel, 232 p., 67 fig., 42 tabl.

SULIMSKI, A., 1960. — *Hystrix primigenia* (Wagner) in the Pliocene fauna from Weze. *Acta. palaeont. pol.*, Warsaw, **5** (3) : 319-335, 5 fig., 2 pl..

SÜMENGEN, M., E. UNAY, G. SARAÇ, H. DE BRUIJN, I. TERLEMEZ & M. GÜRBÜZ, 1990. — New Neogene rodent assamblages from Anatolia (Turkey). *In* : LINDSAY *et al.* (edit.), European Neogene Mammal Chronology. NATO ASI ser. A, **180** : 61-72, 6 fig., Plenum Press, New York.

WEERS, D. J. VAN, 1990. — Dimensions and occlusal pattern in molars of *Hystrix brachyura* Linnaeus, 1758 (Mammalia, Rodentia) in a system of wear categories. SPB Acad. Publ., The Hague. *Bijdr. Dierk.*, **60** (2) : 121-134, 7 fig., 5 tabl., 3 pl.

ZAPFE, H., 1979. — *Chalicotherium grande* (Blainv.) aus des miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (Devinska Nova Ves), Tschechoslowakei. *Neue Denkschr. Naturhist. Mus. Wien,* **2** : 1-282, 156 fig., 3 pl.

PLANCHE I

1 — *Hystrix primigenia*, palais, KT-1 (× 1).

2 — *H. primigenia*, mandibule droite, KTA-69 (× 1).

3 — *Orycteropus gaudryi*, maxillaire gauche, KTB-95 (× 1).

4 — *O. gaudryi*, mandibule gauche, KTB-94 (× 1).

5 — *Ancylotherium* sp., métatarse II droite, KTB-93, × 2/3 : a, vue dorsale ; b, vue ventrale ; c, vue latérale.

1. Hystrix primigenia, *occlusal view of the palate, KT-1 (× 1).* — *2.* H. primigenia, *right lower jaw, KTA-69 (× 1).* — *3.* Orycteropus gaudryi, *occlusal view of the right upper jaw, KTB-95 (× 1).* — *4.* O. gaudryi, *labial view of the left lower jaw, KTB-94 (× 1).* — *5.* Ancylotherium cf. pentelicum, *Mt. II droite, KTB-93 (× 2/3) : a, dorsal view ; b, ventral view ; c, lateral view.*

PLANCHE I

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994,
section C, n° 1 : 113-141.

Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie : 6. Hyracoidea

par Mylène BAUDRY

Résumé. — Les gisements de Kemiklitepe (KTA, KTB) ont fourni des restes crâniens d'un hyracoïde géant, *Pliohyrax graecus*, commune à de nombreux autres sites fossilifères néogènes, de l'Espagne à l'Anatolie (Turquie). Le gisement KTD n'a livré qu'un fragment d'humérus déterminé comme *Pliohyrax* sp. Les caractéristiques morphologiques (forme de l'orbite, dents sélénolophodontes et semi-hypsodontes, incisives à croissance continue, etc.) de la forme de Kemiklitepe permettent d'établir son mode d'alimentation et d'estimer la nature du milieu environnant. Par comparaison avec d'autres faunes à *Pliohyrax graecus*, les gisements KTA et KTB peuvent être rapportés au Turolien moyen (MN12).

Abstract. — The skull remains of a giant hyracoid have been found in two localities of Kemiklitepe (KTA and KTB), and a humerus in the site KTD. The cranial remains belong to *Pliohyrax graecus* (Gaudry, 1862) which was widely represented in the late Miocene of Europe. The specific characters (specially tooth morphology) allowed us to establish, within certain limits, the way of life of the population of Kemiklitepe. The age of these faunas can be evaluated by drawing a parallel between the Turkish and the other Eurasian localities which have yielded *Pliohyrax graecus*. It seems to be close to middle Turolian (MN12).

M. BAUDRY, *Université Pierre et Marie Curie, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, 75252 Paris cedex 05.*

INTRODUCTION

Les hyracoïdes sont rares dans les faunes de mammifères néogènes. Le Miocène supérieur de la région égéenne fait figure d'exception à cet égard, puisque les damans y sont représentés dans une dizaine de localités.

Les restes d'hyracoïdes récoltés dans les gisements de Kemiklitepe n'avaient jusqu'ici pas fait l'objet d'une description. Cette note se propose donc de les décrire et d'établir leur position systématique. Ils sont issus de deux niveaux distincts, séparés verticalement d'environ 15 m.

Le niveau supérieur (KTA et KTB) a livré les restes crâniens et dentaires de quatre individus qui témoignent de la relative abondance des hyracoïdes à Kemiklitepe. Le niveau inférieur (KTD) n'a livré que l'extrémité distale d'un humérus.

La situation géographique de Kemiklitepe, ainsi que son contexte géologique et stratigraphique sont présentés par SEN *et al.* dans ce même volume.

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Ordre HYRACOIDEA Huxley, 1869

Famille PLIOHYRACIDAE Osborn, 1899

Genre **PLIOHYRAX** Osborn, 1899

Pliohyrax graecus (Gaudry, 1862)

LOCALITÉ-TYPE : Pikermi, Grèce. MN12.

MATÉRIEL : KTA 125 : fragment de palais portant I^1-P^4 droites et I^1-P^3 gauches ; fragment de l'os frontal gauche avec petite portion d'orbite ; mâchoire inférieure portant I_1-P_2 gauches et I_1-P_1 droites. — KTA 191a : mandibule droite portant C-P_3. — KTA 191b : mandibule gauche portant I_2, C-P_1, P_3-M_1. — KTA 190 : mandibule gauche portant P_1, $D_{2,3,4}$, M_1. — KTB 92 : mâchoire inférieure juvénile portant J_1-D_3 droites et J_{1-2}, D_{1-4} gauches. — KTD 57 : extrémité inférieure de l'humérus gauche.

TABLEAU I. — Mesures des spécimens de Kemiklitepe.

	KTA125 g			KTA125 d			KTA191 b			KTA191 a		
	L	W	W/L × 100	L	W	W/L × 100	L	W	W/L × 100	L	W	W/L × 100
I_1	9,77	16,2	165	10,7								
I_2	17,8	10,3	57,7	19,21	9,36	48,7						
I_3	9,04	6,86	75,9	9,2	7,17	77,9						
C	12	9,42	78,8	12,51	9,16	73,2	10,4	8,75	84,2	10,6	8,47	79,9
P_1	13,2	9,83	74,2	13,93	9,3	66,8	12,2	9,14	75,1	11,5	8,88	77,1
P_2	15,4	11,7	75,5							14,6	10,9	75,1
P_3							17,2	13	75,8	16,7	12,7	76,2
P_4							16,8	14,2	84,9			
M_1							23,7	13	54,7			
Diast.		10						7,8				
L. Pm								56,6				

	KTA125 g			KTA125 d		
	L	W	W/L × 100	L	W	W/L × 100
I^1	13	14	107,9			
I^2	9,04	6,62	73,12	9,42	6,82	72,4
I^3	10,8	9,9,	91,7	9,09	9,47	104,2
C	12,7	12,2	96	11,7	11,3	96,6
p^1	15,2	14,1	92,4	14,95	13,8	92,5
p^2	17,7	15,5	87,6		15,9	
p^3	16,8	18,1	108,1	17,52	17,2	
p^4	16,1	20,5	127,5			
Diast.		18				
L. Pm		62,2				

Dents de lait

	KTA190		KTB92 md. g.		KTB92 md. d.	
	L	W	L	W	L	W
J_1					3,83	3,23
J_2					6,7	3,66
J_3					4,08	2,87
CD					9,16	5,67
D, P_1	12,22	8,75	11,6	7,03	11,6	6,92
D_2	11,2	9	14	7,9	13,1	7,54
D_3	15,88	11	16,8	8,39	17	8,52
D_4	20,94	11,1	21,1	10,45		
M_1	24,47	10,8				

DESCRIPTION

Crâne et dents supérieures

Les fragments crâniens (KTA125) permettent de signaler une élévation significative de l'orbite au-dessus du plan frontal et de préciser la position des narines, dont le bord antérieur se situe à l'aplomb de I^2. Le prémaxillaire porte les dents I^1 et I^2 ; il s'arrête au niveau de la partie antérieure de l'alvéole de I^3. La surface antérieure du museau est plane. La marge postérieure du foramen infra-orbitaire se situe à l'aplomb de la portion antérieure de la P^4 (phot. 1).

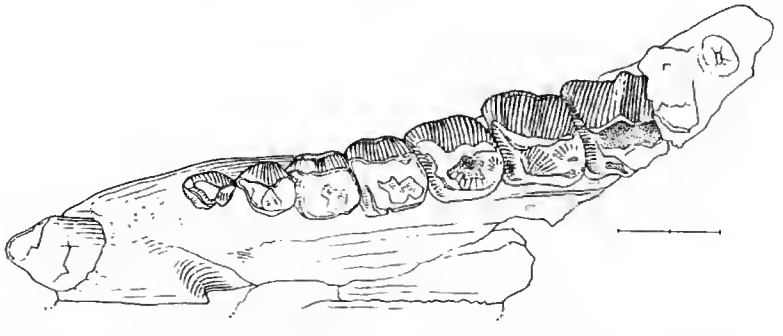


FIG. 1. — Rangée dentaire I^1-P^4 gauche en vue occlusale (spécimen KTA125). Pointillés : cément.

Occlusal view of the left tooth-row I^1-P^4 (KTA125). Dots : cement.

I^1 (phot. 2 ; fig. 1) est une dent à croissance continue ; elle s'étend dans le maxillaire jusqu'à l'aplomb de P^1. Sa section est triangulaire à base labiale (triangle quasi équilatéral), la face postérieure est convexe. L'émail est fort sur la face labiale ; cette dernière est limitée par une crête antérieure arrondie. L'émail est très fin sur les faces postérieure et antéro-linguale.

Un diastème d'environ deux centimètres sépare I^1 de I^2.

I^2 est inclinée vers l'arrière. Elle possède une racine unique. Sa face labiale est triangulaire dans sa partie supérieure et rectangulaire dans sa partie inférieure ; elle porte un léger tubercule antérieur.

La face antéro-linguale présente un fin bourrelet qui unit le tubercule antérieur à un tubercule lingual relié au sommet de la dent par une crête. La face postéro-linguale porte une surface d'usure marquée et un cingulum inférieur aplati.

Il n'existe pas de diastème notable entre I^2 et I^3, mais si elles ne sont pas véritablement séparées, elles ne sont pas non plus étroitement accolées comme ce sera le cas pour le reste de la rangée dentaire.

La taille et le volume des dents augmentent de I^3 à P^4. Dans l'ensemble, la face labiale des couronnes est haute et tend à se recourber au-dessus de la face occlusale : les dents présentent une semi-hypsodontie labiale marquée.

I^3 porte trois racines (une linguale et deux labiales). La face labiale présente une portion antérieure large ; le tubercule antérieur s'isole en une colonne discrète ; un court cingulum basal postérieur remonte en s'atténuant le long du bord postérieur de la face labiale de la dent. La face antéro-linguale porte un cingulum fin qui relie la colonne antérieure à un renflement lingual élargi (par rapport à I^2). La surface occlusale présente une usure relativement forte, notamment au niveau de la portion postérieure creusée en bassin qui montre une fossette grossièrement triangulaire à sommet labial emplie de cément.

La canine présente une face labiale grossièrement rectangulaire, séparée en deux parties, antérieure et postérieure, à peu près équivalentes. Le cingulum labial parcourt toute la longueur de la dent ; il est particulièrement épaissi dans sa portion médiane. Le parastyle se détache nettement. La face occlusale montre deux fossettes : l'une, antérieure, étroite et transverse, l'autre médiale et postérieure, en forme de trèfle. La face linguale est élargie par rapport aux dents précédentes ; le protocône est soulevé. Le métastyle (?) présente un faible développement.

P^1 présente, en plus grand, les principales caractéristiques de la canine. La compression des dents est telle que l'usure antérieure et postérieure est forte et contribue à la diminution, voire la disparition des cuspides des régions concernées ; ainsi en est-il du métastyle, peu marqué, et sans doute du parastyle, peu élevé. Sur la face occlusale, la fosse antérieure individualise deux portions : une labiale ronde, une linguale allongée ; la fosse postérieure est large et profonde, recouvertes de cément. Le cingulum labial est réduit dans sa portion antérieure. L'amorce d'un renflement hypoconique s'observe dans la région postérieure de la dent.

P^2 porte un parastyle développé labialement, réduit dans sa portion antérieure (à cause de P^1). Le cingulum labial ne se poursuit pas sur la portion la plus antérieure de la couronne. Le cingulum antérieur relie le parastyle au protocône qui est lui-même uni au paracône par l'intermédiaire d'une crête (protolophe) rejoignant le métacône en s'élargissant (métalophe). La fosse centrale est élargie et profonde (dent moins usée, cônes plus hauts) et recouverte partiellement de cément. L'hypocône conique tend à s'isoler postéro-lingualement (phénomène amorcé chez P^1). La dent prend une orientation antérolabio-postérolinguale accusée (maximale chez P^3 et P^4).

P^3 présente un parastyle très déporté labialement. Le cingulum labial est réduit proportionnellement à la hauteur et à la longueur de la couronne. Le protocône forme une crête étroite, reliée au paracône. Le cône hypoconal s'isole : il n'est relié aux crêtes linguale et postérieure que par sa partie postérieure. Le métastyle est peu marqué. Les parois internes des cônes sont partiellement recouvertes d'une fine couche de cément.

P^4 présente un parastyle réduit en hauteur mais très renflé labialement. Un mésostyle proéminent se forme en lame et subdivise la face labiale en une partie antérieure globalement concave et une partie postérieure plane (chez $P^{1,2,3}$, la partie antérieure est plane, notamment dans sa portion supérieure, la partie postérieure est convexe). Le cingulum antérieur forme une tablette étroite. Le protocône présente une lame conique liée au paracône par une crête fine ; la crête postéro-linguale du protocône isole un tubercule lingual avec à sa base un cingulum le reliant à celle du protocône.

L'hypocône, développé antérieurement et lingualement, s'oriente antéro-postérieurement ; forme de lame conique. Comme chez P^3, le métastyle est difficilement décelable. Sur les parois de la fosse ouverte délimitée par paracône, métacône, protocône et hypocône se trouve du cément.

Les dents jugales supérieures présentent une surface d'usure occlusale de type séléno-lophodonte (cf. FORTELIUS, 1985) (fig. 2a). Les molaires supérieures ne sont pas représentées dans le matériel de Kemiklitepe.

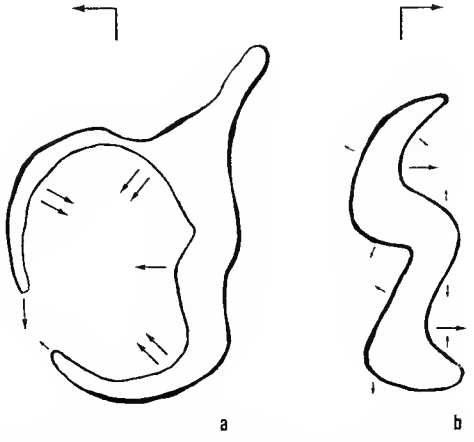


FIG. 2. — Progression de la surface d'usure occlusale des dents supérieures (a) et inférieures (b).

The progress of the occlusal wear surface on the upper (a) and lower (b) teeth.

Mandibules et dents inférieures

La denture inférieure définitive (fig. 3. phot. 3, 4, 5 et 6) est étudiée à partir du spécimen KTA125 et des mandibules droite et gauche KTA191.

Les mandibules présentent, et ceci est tout à fait net et indéniable chez KTA191, une fosse externe, relativement profonde sous les dents canine et P_1, qui s'atténue vers l'arrière mais reste encore décelable sous P_3 et P_4.

Sur les dents inférieures, le cément est partiellement présent dans le creux des sillons labiaux et des vallées linguales.

I_1 forme une palette qui subit une torsion médio-externe en direction postéro-labiale. La structure trilobée est peu visible sur la face occlusale en raison de l'usure. La portion la plus labiale, aplatie en lame, présente sur sa face postérieure un renflement médio-labial ; la portion médiale de la couronne, réduite, est aplatie. La face occlusale porte une surface d'usure en crête horizontale plane. Un cingulum postérieur unit la pointe linguale au bord latéral.

I_2 se situe dans l'angle de la mandibule ; elle prend une orientation postérolabio-antérolinguale. Elle est large et aplatie ; sa section est triangulaire à base antéro-labiale. Elle subit une croissance continue et s'étend à l'intérieur de l'os mandibulaire jusqu'à l'aplomb de P_2. La face labiale porte une épaisse couche d'émail ; elle présente deux ailes en lames verticales ; sa portion centrale est légèrement convexe. Sur la face linguale, l'émail est très fin, voire absent dans la portion la plus postérieure ; elle se subdivise en deux surfaces d'usure planes et angulaires : une antérieure large et une

postérieure étroite, séparées à la base par un renflement qui se poursuit vers le haut par une crête longitudinale interrompue en raison de la formation d'une petite surface d'usure oblique vers l'extérieur.

Un diastème marqué sépare I_2 de I_3. De I_3 à M_1, un cingulum continu borde la base de la face linguale.

FIG. 3. — Reconstitution d'une hémi-mandibule gauche de l'hyracoïde de Kemiklitepe à partir de KTA125 (I_1-P_2) et de KTA191b (P_3-M_1).

Reconstruction of a left lower jaw from the specimens KTA125 (I_1-P_2) and KTA191b (P_3-M_1) from Kemiklitepe.

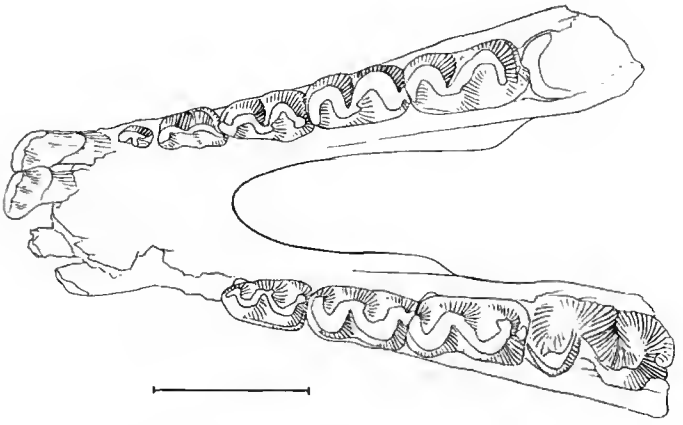


FIG. 4. — Mandibule juvénile en vue occlusale (KTB92) : J_1-D_3 droites et $J_{1\text{-}2}$, $D_{1\text{-}4}$ gauches.

Occlusal view of a young mandibula (KTB92) with J_1-D_3 right and $J_{1\text{-}2}$, $D_{1\text{-}4}$ left.

I_3 possède une racine unique. La face labiale porte un cingulum qui relie les pointes antérieure et postérieure de la dent, où se forme un petit tubercule proéminent ; le cingulum est réduit dans sa partie médiane, voire inexistant. La surface d'usure occlusale est inclinée vers l'arrière et vers le bas. La portion antérieure de la couronne est étroite, en crête, la portion postérieure est large en raison d'un léger renflement labial et du développement de plusieurs tubercules linguaux : du métaconide part un

métastylide qui s'étire vers l'avant et rejoint un entoconide proéminent par l'intermédiaire d'une crête ; ces trois cuspides isolent une petite surface d'usure ronde.

La canine présente sur sa face labiale un sillon vertical interrompant le cingulum au niveau du premier conide ; une tranchée profonde sépare les parties antérieure et postérieure ; le cingulum reprend dessous et monte le long de l'hypoconide renflé. En vue occlusale s'observe la forme séléno-lophodonte caractéristique (FORTELIUS, 1985), les crêtes subissent une usure horizontale. Le paraconide est développé, un large sillon vertical le sépare du métaconide qui projette lingualement vers l'arrière un métastylide non individualisé (très développé chez KTA 125, non chez KTA191) ; sa base atteint celle de l'entoconide, mais ils sont séparés sur toute leur hauteur par une fosse. Un cingulum lingual marqué relie l'entoconide au paraconide.

P_1 présente une morphologie générale identique à celle de la canine ; elle est simplement plus volumineuse.

P_2 a grossièrement la même forme que les deux dents précédentes ; les fosses sont plus ouvertes et l'entoconide est plus renflé.

P_3 et P_4 sont bâties sur ce même modèle ; les cuspides apparaissent plus massifs chez P_3, mais peut-être est-ce un effet de l'usure, plus marquée chez cette dernière que chez P_4.

M_1 présente des conides forts. Elle porte sur la muraille postérieure une expansion en lame longitudinale, orientée dans l'axe mandibulaire, bien développée sur la dent jeune (qui n'atteint cependant pas le haut de la couronne), mais peu ou pas détectable sur une dent plus usée en raison de la compression postérieure exercée par la M_2.

Les mandibules juvéniles (fig. 4, phot. 7) permettent d'observer l'émergence latérale des canaux mandibulaires ; quatre orifices se distinguent : deux se trouvent dans le tiers inférieur, à l'aplomb de la racine postérieure de D_1 et de la racine antérieure de D_2, deux se situent au niveau du tiers supérieur de la mandibule, un petit sous la racine postérieure de D_2, un autre, sous forme de canal, sous la portion postérieure de D_3. Ces mandibules ne présentent pas de fosses latérales. La symphyse mesure 27,3 mm ; la largeur de la mandibule, au niveau de la limite Cd-D_1 est de 27,8 mm, au niveau de la limite D_3-D_4, de 49,8 mm.

J_1 présente la forme générale de I_1 mais les trois lobes sont subégaux et paraissent plus marqués ; elle ne porte pas de cingulum interne transverse. L'émail semble également épais sur les deux faces.

J_2 chevauche antérieurement et labialement J_1 (comme I_2 pour I_1) ; sa structure est comparable à celle de I_2 mais l'épaississement postéro-lingual n'isole pas de surface particulière. L'émail est fin sur la face postérieure.

J_3 est très réduite ; elle possède une racine unique. La surface occlusale est grossièrement ovale. La dent ne présente pas d'élargissement postéro-lingual notable (dû chez I_3 aux développements du cingulum lingual et de l'entoconide) mais la forme générale reste semblable à celle de I_3.

La canine déciduale présente un morphologie globalement identique à celle de la canine adulte, mais le sillon longitudinal labial, d'une part, et les vallées linguales, d'autre part, sont moins profonds.

Si les cingulums labiaux sont présents et proportionnellement aussi bien développés que sur les dents définitives, le cingulum lingual s'atténue de Cd à D_4 pour ne plus subsister que dans sa portion antérieure, entre le paraconide et le métaconide. Le développement antérieur du paraconide paraît plus marqué que chez la dent adulte ; il en est de même pour les prémolaires ; peut-être est-ce un artéfact dû à l'usure? Le métastylide est réduit mais net chez Cd, D_1 et D_2.

En ce qui concerne D_1, les remarques effectuées à propos de Cd s'appliquent parfaitement.

D_2 présente un entoconide rejeté vers l'arrière ; l'usure de la surface occlusale s'effectue longitudinalement vers l'arrière où apparaît une cuspide accessoire. Cette tendance à une formation postérieure est visible chez les dents adultes à travers le prolongement du bourrelet lingual, cependant rapidement usé par la croissance de la dent suivante.

Le phénomène s'accentue chez D_3 où le cuspide postérieur présente une surface occlusale triangulaire à base linguale.

D_4 présente un appendice postérieur élargi : à la base de la couronne, il occupe quasiment toute la largeur de la dent. Cette formation supplémentaire apparaît différente de celle de M_1 dans sa forme.

Dans l'ensemble, les dents de lait présentent des lobes moins aigüs que ceux des dents définitives ; le développement relatif plus fort de l'hypoconide et du protoconide en est peut-être la cause, de même qu'il semble entraîner une ouverture plus étroite des vallées linguales, surtout les vallées antérieures. La face labiale des dents déciduales présente une hypsodontie relativement moins forte que celle des dents adultes.

Deux spécimens juvéniles KTA190 et KTB92 ont pu être observés ; une seule différence notable : la mandibule de KTA est plus épaisse, ceci étant sans aucun doute dû à son âge plus avancé.

La surface d'usure occlusale des dents jugales inférieures forme un W à base labiale (fig. 2b).

Humérus

L'unique spécimen représenté, un fragment distal trouvé au niveau KTD, présente les mesures suivantes : largeur maximale = 46,6 ; largeur du sommet de la poulie en vue caudale = 34,3 ; diamètre antéro-postérieur minimal = 17,9 ; hauteur de l'orifice = 10,7 ; largeur de l'orifice = 14 ; largeur de la trochlée, prise antérieurement = 17,8 ; largeur du condyle = 15,1.

La portion diaphysaire de l'extrémité humérale est très aplatie transversalement.

La face antérieure présente une fossette radiale large. La poulie constituée par la trochlée et le condyle montre une orientation divergente de l'axe longitudinal de l'os d'environ 20°. La fosse coronoïdienne est en communication avec la fosse oléocrânienne par un large orifice ovalaire. La crête humérale, marquée, rejoint la bordure médiane de la trochlée.

La face latérale porte une crête épicondylienne large et peu marquée. L'épicondyle robuste se détache nettement du reste de l'os en développant une proéminence postérieure. Ce côté latéral de l'extrémité humérale présente une surface antérieure plane en forme de croissant ; au centre, une surface articulaire fortement bombée est reliée à l'épicondyle par une crête fine.

En vue postérieure, la poulie est orientée selon un axe s'écartant latéralement d'une vingtaine de degrés de l'axe osseux. L'épicondyle et surtout l'épitrochlée et la trochlée débordent largement vers l'arrière et le bas de la poulie. La fosse oléocrânienne est large (18,5 mm) et haute d'environ 21 mm.

La face médiale présente une surface articulaire étroite en forme de croissant, aplanie dans sa portion basse, légèrement bombée dans les deux tiers supérieurs. Au niveau des parties centrale et postérieure de la face médiale s'observe un bombement qui se retrouve vers le bas en continuité avec l'épitrochlée.

DISCUSSION

Position systématique

Il est clair que les différents spécimens de Kemiklitepe appartiennent à la même espèce : les différences observées, développement relatif d'un cingulum ou d'un métastylide, sont de l'ordre des

variations polymorphiques (phot. 3 et 5) : la longueur des dents reste sensiblement la même d'un spécimen à l'autre et leurs proportions relatives varient peu (fig. 5). Nous sommes ici en présence de quatre individus, dont deux juvéniles, trois dans la localité KTA, le quatrième à KTB.

Les principales caractéristiques des spécimens de Kemiklitepe, à savoir : la formule dentaire euthérienne complète (en ce qui concerne les incisives, canines et prémolaires en tous cas), l'hypsodontie, la section triangulaire de I^1, la forme spatulée et trilobée des deux premières incisives inférieures, la réduction de I_3, la canine prémolariforme, les prémolaires submolariformes et enfin la structure plane du frontal, permettent de les classer dans la famille des Pliohyracidae telle qu'elle est décrite par MEYER en 1978. Le type sélénodonte de la dentition, la plus grande largeur de I_2 par rapport à I_3, l'hypoconide en V des prémolaires molarisées, la position centrale ou linguale du paraconide sur les prémolaires, le métastylide plus ou moins bien développé, l'absence de mésoconide

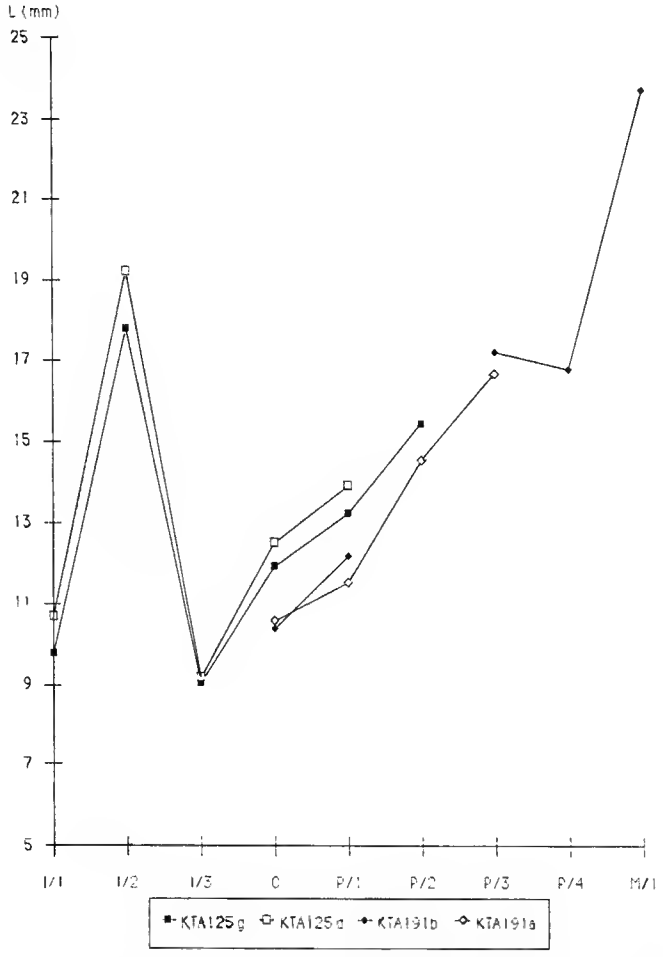


FIG. 5. — Longueurs des dents inférieures des différents spécimens adultes de Kemiklitepe.

Lenght of the lower teeth in different adult specimens of Kemiklitepe.

permettent d'envisager l'attribution des spécimens à la sous-famille des Pliohyracinae (MEYER, 1978). Quelques caractères ne sont pourtant pas en accord avec les précisions apportées dans la diagnose : les canines ont apparemment quatre racines et non deux, la quatrième prémolaire supérieure porte un mésostyle fort bien développé et, enfin, les diastèmes séparant, d'une part I^1 de I^2, d'autre part I_2 de I_3, sont larges.

L'espèce présente à Kemiklitepe est cependant tacitement incluse dans la sous-famille des Pliohyracinae (cf. MEYER, 1978) car elle ne peut être rangée parmi les Geniohyinae (dents hypsodontes, hypoconide en position centrale et postérieure, absence de prémétastylide, protoconide et métaconide non symétriques...) ni dans les Saghatheriinae (sélénodontie prononcée, I_2 nettement plus large que I_1, canine à plusieurs racines (4)...) et parce qu'elle ne présente pas de caractère dérivé spécifique susceptible d'être intégré à la diagnose d'une nouvelle sous-famille.

Les Pliohyracinae comprennent cinq genres : *Pliohyrax* Osborn, 1899, *Meroehyrax* Withworth, 1954, *Postschizotherium* Koenigswald, 1932, *Kvabebihyrax* Gabunia et Vekua, 1966 et *Sogdohyrax* Dubrovo, 1978.

Les spécimens de Kemiklitepe se différencient clairement de *Meroehyrax* , ne serait-ce que par leur hypsodontie marquée et leur dentition séléno-lophodonte.

La présence de cément se remarque chez les genres *Pliohyrax*, *Kvabebihyrax*, et *Postschizotherium*. Les spécimens de Kemiklitepe se distinguent de *Postschizotherium*, au niveau morphologique, principalement par la forme de I_2 (section non trapézoïdale mais aplatie latéralement ici) et surtout par la formule dentaire : celle de *Postschizotherium* est dérivée de par la perte de I_3.

Les mandibules étudiées ici montrent une fosse latérale prononcée sous la rangée des C-P. La présence d'une telle fosse est notée chez *Postschizotherium intermedium* (KOENIGSWALD, 1966 ; TEILHARD, 1939) ainsi que chez *Kvabebihyrax kachethicus* (VEKUA, 1972), sous une forme atténuée cependant. L'existence d'une telle fosse a été signalée chez *Pliohyrax rossignoli* (VIRET, 1949) mais n'a pu être mise en évidence chez les autres espèces du même genre à partir de l'observation des photographies disponibles (sauf peut-être chez *Pliohyrax graecus*, spécimen 1967/10, de Halmyrapotamos ; cf. MELENTIS, 1967) ; la portion mandibulaire concernée est manquante chez le type, conservé dans les collections du MNHN de Paris. Il faut noter qu'on la trouve chez certains autres hyracoïdes fossiles : "La présence de fossettes ovalaires dans la symphyse ou sur la face externe de la mandibule (...) ont été rencontrées chez plusieurs Saghatheriidés fossiles." (VIRET, 1949 : 1743). Il est donc raisonnable de considérer ce caractère, soit comme une plésiomorphie, soit comme une adaptation spécifique liée au milieu et donc susceptible de présenter un parallélisme élevé. Dans les deux cas, le partage de ce caractère par les spécimens de Kemiklitepe, *Kvabebihyrax kachethicus*, et surtout *Postschizotherium intermedium* (seule espèce du genre chez laquelle ce caractère est signalé) ne peut être à priori considéré comme un témoignage d'une étroite parenté entre ces espèces. L'éventuelle signification morpho-fonctionnelle de cette fosse latérale mandibulaire sera discutée plus loin.

D'après le fragment d'os frontal de Kemiklitepe, il semble que l'orbite s'élève nettement au-dessus du crâne et qu'il formait un surplomb (protecteur?) au-dessus de l'œil. Ce caractère est particulièrement développé chez *Kvabebihyrax* (VEKUA, 1972) mais s'observe également chez *Pliohyrax* (FORSYTH MAJOR, 1899a et 1899b). Corrélativement peut-on noter la position postérieure des narines, visiblement liée au même phénomène adaptatif et caractère redondant du précédent. L'espèce étudiée ici paraît donc particulièrement liée aux genres sus-nommés : "projection of the orbite above the frontal surface ; cheekteeth possess a cement layer ; ..." (PICKFORD et FISCHER, 1987 : 230) sont deux caractères qui unissent dans un même groupe monophylétique *Pliohyrax* et *Kvabebihyrax*. Ces auteurs leur adjoignent une troisième apomorphie : "...the hypoconulid of the lower molars is strongly developed and projects above the crown of the molars as a whole." Ce critère est justement utilisé, entre autres par VEKUA (1972) pour séparer les deux genres. Après examen du spécimen-type de *Pliohyrax graecus*, il semble en effet que le développement de

l'hypoconulide se réduise à la formation d'une colonne, certes relativement haute, mais qui n'atteint pas le haut de la couronne dentaire, et que, en tout état de cause, il n'égale pas celui du cuspide postérieur des dents jugales de *Kvabebihyrax*. D'après VEKUA (1972), les dents jugales des spécimens de Kvabebi sont recouvertes de cément, l'espèce recensée à Kemiklitepe, tout comme *Pliohyrax*, n'en montre qu'au niveau des fossettes médiales. Les spécimens étudiés diffèrent par ailleurs du genre *Kvabebihyrax* : la position des narines est plus postérieure chez ce dernier, un mésostyle se développe sur les P^2, P^3, P^4 (seulement sur P^4 pour la rangée dentaire supérieure de Kemiklitepe) et, en général,

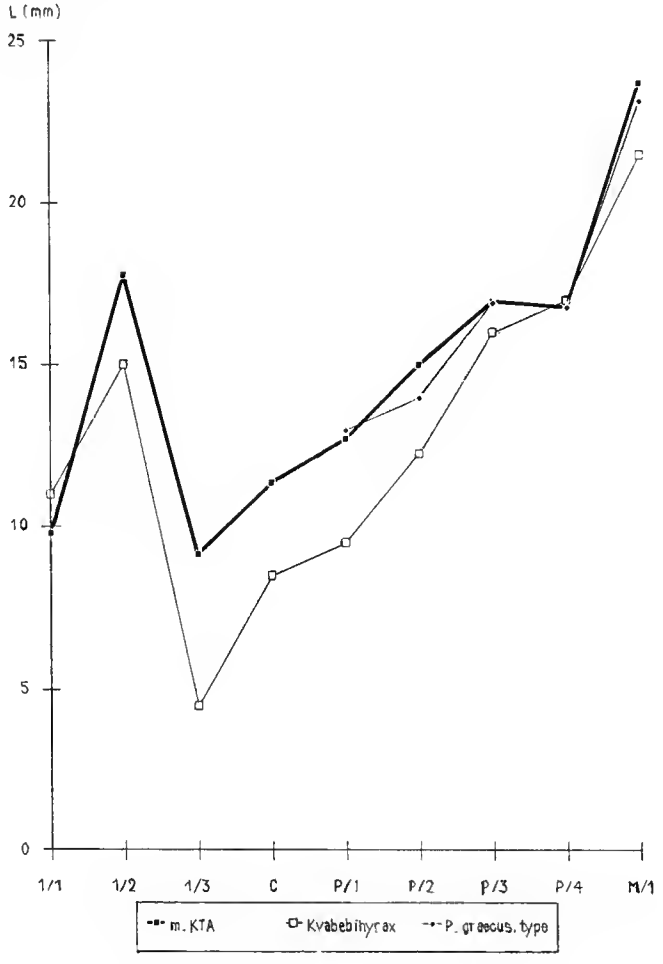


FIG. 6a. — Comparaison des spécimens de Kemiklitepe avec différents genres de Pliohyracinae : comparaison des longueurs dentaires inférieures de l'hyracoïde de Kemiklitepe avec celles de *Kvabebihyrax kachethicus* et *Pliohyrax graecus* (type) ; les valeurs concernant l'hyracoïde de Kemiklitepe ont été obtenues en faisant la moyenne entre les différents spécimens adultes, exemplaires droits et gauches.

Comparison of the Kemiklitepe specimens with some genera of Pliohyracinae : comparison of the lenght of lower teeth from Kemiklitepe with Kvabebihyrax kachethicus *and* Pliohyrax graecus *(type) ; the values concerning the specimens from Kemiklitepe are given as the mean values of the right and left teeth.*

les styles sont plus développés, I_2 présente une section grossièrement circulaire (en lame chez les spécimens turcs), les canines et les P1 n'ont que deux racines (quatre ici) et enfin, la taille est nettement différente (fig. 6). Un point commun les réunit : le foramen sous-orbitaire, placé à même hauteur (22 mm) au-dessus du bord alvéolaire chez *Kvabebihyrax* et KTA 125, se situe à l'aplomb du bord postérieur de P^3 pour le premier (VEKUA, 1972), sa limite postérieure est à l'aplomb de la partie antérieure de P^4 chez le second, tandis qu'elle atteint l'aplomb de la portion antérieure de M^1 chez *Pliohyrax graecus* de Samos (FORSYTH MAJOR, 1899b). Mais ce caractère est sujet à caution parce qu'il semble varier en fonction de l'âge de l'animal. Il semble donc raisonnable, en vertu des

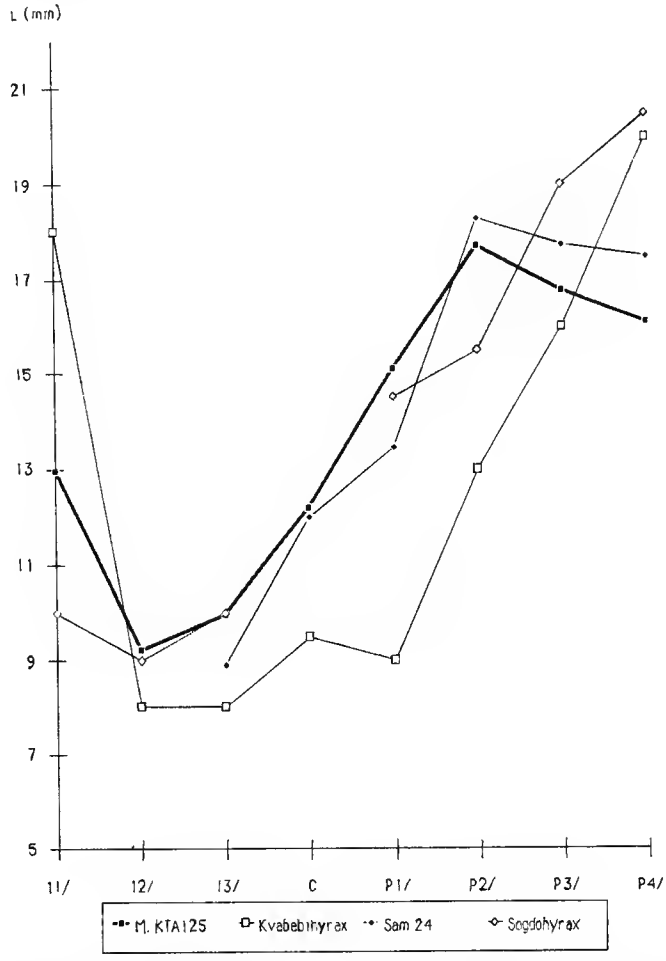


FIG. 6b. — Comparaison des spécimens de Kemiklitepe avec différents genres de Pliohyracinae : comparaison des longueurs dentaires supérieures de Kemiklitepe avec celles de *Kvabebihyrax kachethicus*, *Sogdohyrax soricus* et *Pliohyrax graecus* (Sam 24).

Comparison of the Kemiklitepe specimens with some genera of Pliohyracinae : comparison of the lenght of upper teeth from Kemiklitepe with Kvabebihyrax kachethieus, Sogdohyrax soricus *and* Pliohyrax graecus *(Sam 24).*

caractéristiques générales et détaillées établies ici, d'écarter les spécimens de Kemiklitepe du genre *Kvabebihyrax*. Si les caractéristiques biométriques de celui-ci mettent en évidence une différence spécifique notable qui peut difficilement être imputée à des variations individuelles ou au polymorphisme sexuel, elles rapprochent apparemment le spécimen de Kemiklitepe au type de *Pliohyrax graecus* (fig. 6).

L'hyracoïde étudié s'intègre d'ailleurs parfaitement au genre *Pliohyrax* tel que le définissent FISCHER et HEIZMANN (1992), notamment en raison de la présence d'un cingulum basal sur le mur labial des canines et des prémolaires.

Après observation des différents spécimens disponibles et des photographies et dessins fournis par la bibliographie, il semble possible de mettre en évidence quelques caractéristiques supplémentaires (autapomorphies?) propres au seul *Pliohyrax* parmi les Pliohyracinae. Elles concernent les incisives "centrales". I_1 et I_2, "die für *Pliohyrax* so charakterischen (sind)..." (KUSS, 1976 ; 158), présentent les mêmes caractéristiques principales que *Pliohyrax graecus* de Pikermi (cf. MELENTIS, 1966) et *Pliohyrax* sp. de Melambes, Crête (cf. KUSS, 1976), à savoir I_1 élargie en palette, bordée postérieurement d'un cingulum reliant bords médial et labial, chevauchée labialement par I_2, celle-ci étant très aplatie latéralement (tranchante). Les caractéristiques de I_1 se retrouvent chez le spécimen de Can Llobateres attribué à ?*Pliohyrax* (GOLPE-POSSE et CRUSAFONT-PAIRO, 1981). I^1 montre une section triangulaire (quasiment équilatéral) à base postérieure convexe chez les spécimens de Pikermi, de Crête ainsi que chez celui de La Cantera (Teruel), attribué à *Pliohyrax* cf. *graecus* (ALCALA, SESÉ et MORALES, 1986) sur d'autres critères, trop généraux cependant pour permettre une attribution indiscutable à l'espèce voire au genre. Naturellement, la signification taxonomique des caractéristiques détaillées plus haut est difficile à évaluer (spécifique ou générique?) puisqu'aucune incisive d'une autre espèce définie de *Pliohyrax* n'a pu être observée ; en attendant, la morphologie des incisives pourrait être incluse dans une diagnose du genre.

Le genre *Pliohyrax* renfermait jusqu'alors cinq espèces reconnues (FISCHER, 1992) : *P. graecus* (GAUDRY, 1862), *P. rossignoli* (VIRET et MAZENOT, 1948), *P. occidentalis* (VIRET, 1947 ; VIRET et THENIUS, 1952), *P. orientalis* (TUNG et WANG, 1974) et *P. kruppi* (OSBORN, 1899). FISCHER et HEIZMANN (1992) n'en reconnaissent plus que trois : *P. kruppii*, *P. graecus* et *P. rossignoli*.

Les dents du *Pliohyrax rossignoli* de Soblay ne montrent pas de cément (VIRET et MAZENOT, 1948) ; il semblerait que les prémolaires inférieures présentent deux lobes, antérieur et postérieur, de tailles différentes, le premier étant plus petit que le second (ils sont à peu près équivalents chez les spécimens de Kemiklitepe) ; la surface d'usure unissant paraconide, protoconide et métaconide forme un arc de cercle fermé (V ouvert ici) ; le développement des métastylides est relativement important et les vallées linguales sont très profondes (cuspides renflés ?). Par ailleurs, la taille réduite de *Pliohyrax rossignoli* ne prêche pas en faveur de l'attribution des spécimens étudiés à cette espèce (fig. 7) même si le moulage de la P^4 (n° 1950-8) montre des caractères morphologiques globalement comparables, mais surtout caractéristiques du genre, à ceux de la P^4 de Kemiklitepe.

Pliohyrax kruppii, de Samos, est de taille réduite (VIRET, 1949) et il serait donc à priori surprenant que les spécimens turcs appartiennent à cette espèce (fig. 7). Par ailleurs s'observent des différences morphologiques notables plus ou moins significatives : tout d'abord, la bordure postérieure du foramen infra-orbitaire se situe à l'aplomb de la portion postérieure de P^4 (mais, comme il a été signalé plus haut, la valeur taxonomique de ce caractère est discutable), ensuite, le diastème inférieur est inexistant d'après la figure donnée par SCHLOSSER (1911) (polymorphisme sexuel ?). Plus important : le prémaxillaire porte, d'après les illustrations d'OSBORN (1899) et FISCHER et HEIZMANN (1992), les trois incisives (I^{1-2} seulement pour KTA125) et la portion frontale du museau entre les racines des I^1 est profondément échancrée (FISCHER et HEIZMANN, 1992). Entre autres divergences observées, le parastyle des prémolaires paraît plus réduit, et surtout, la fosse délimitée par

protolophe, ectolophe et métalophe s'ouvre lingualement chez *P. kruppii*, postéro-lingualement ici : la cause pourrait en être l'orientation différente des lophes, moins inclinés vers l'arrière pour *P. kruppii*, c'est-à-dire grossièrement perpendiculaires à l'ectolophe (caractère plus lophodonte que sélénodonte) ; le cingulum labial est absent des prémolaires inférieures et subsiste seulement dans la portion médiane et postérieure des molaires. Ces diverses observations semblent suffisantes pour écarter l'hypothèse d'une identification des spécimens étudiés à *Pliohyrax kruppii*.

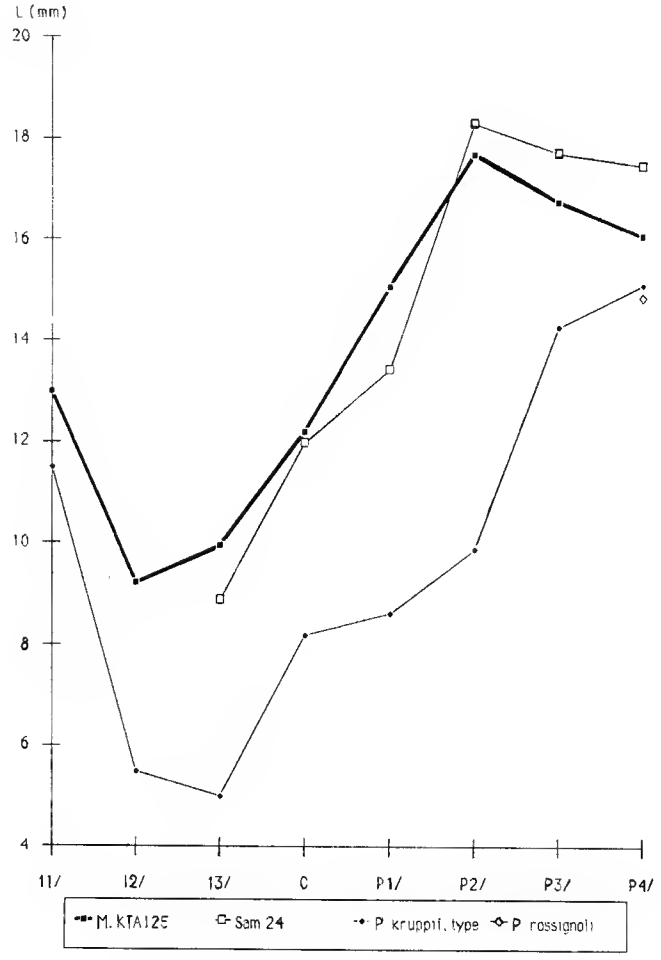


FIG. 7. — Comparaison de l'hyracoïde de Kemiklitepe avec différentes espèces de *Pliohyrax*. a : Longueurs dentaires inférieures de Kemiklitepe comparées à celles de *P. graecus* et *P. rossignoli*. b : Longueurs dentaires supérieures de Kemiklitepe comparées à celles de *P. graecus*, *P. rossignoli* et *P. kruppii*.

Comparison of the Kemiklitepe hyracoid with different species of Pliohyrax. *a : Lenght of the lower teeth from Kemiklitepe are compared to those of* P. graecus *and* P. rossignoli. *b : Lenght of the upper teeth of Kemiklitepe are compared to those of* P. graecus, P. rossignoli *and* P. kruppii.

La validité spécifique de *Pliohyrax orientalis* n'a pas été réfutée par FISCHER et HEIZMANN (1992), elle est donc reconnue ici dans l'intérêt d'une comparaison exhaustive de la forme de Kemiklitepe aux différentes espèces du genre *Pliohyrax*. Elle est représentée par une M^3 et une DP^4 de tailles relativement importantes (TUNG et WANG, 1974) qui, à priori, ne peuvent être comparables à celles qu'atteindraient ces mêmes dents chez la forme de Kemiklitepe.

Le matériel-type de *Pliohyrax graecus* se constituait à l'origine de deux mandibules droite et gauche portant chacune leurs sept dents jugales, provenant de Pikermi (GAUDRY, 1860 et 1862) ; les fragments conservés au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris sont hélas incomplets et la comparaison a dû s'effectuer sur la base de l'observation directe de trois dents (P_3, P_4 et M_1) et l'étude des illustrations de GAUDRY (1862). Les longueurs dentaires peuvent être considérées comme circonscrites à l'intérieur d'un espace normal de variation polymorphique (fig. 6a). GAUDRY (1860) révèle l'existence de cément ; celui-ci n'a pas été observé sur le fossile : peut-être a-t-il été gratté ? Les seules différences notables observées entre le type et les spécimens de Kemiklitepe se situent au niveau de la vallée du talonide de P_{3-4} et du développement relatif du cingulum externe. L'entoconide est relié à la base du métaconide, entraînant ainsi la formation d'une sorte de cuvette, nettement visible pour la canine et P_1 seulement chez les spécimens étudiés. Le cingulum externe est absent labialement à la base de la région antérieure de la couronne chez le spécimen-type, mais il est très réduit dans sa portion antérieure chez le spécimen KTA 125. Ces derniers caractères semblent être fortement sujets à variation. Les dents supérieures ont été directement comparées au moulage de la rangée dentaire supérieure gauche du spécimen Sam 24 (*Pliohyrax graecus* de Samos, conservé au Naturhistorische Museum de Bâle). Leur identité spécifique ne fait apparemment aucun doute. D'autre part, les longueurs dentaires restent circonscrites à l'intérieur des limites inhérentes à la variation polymorphique (fig. 6b).

La forme aplanie de la surface antérieure des prémaxillaires ainsi que le renflement labial du métacône permettent d'identifier définitivement le spécimen de Kemiklitepe à *Pliohyrax graecus* (FISCHER et HEIZMANN,1992).

MESURES DES DENTS DE *Pliohyrax* ET *Kvabebihyrax*.

Dents inférieures

	Pliohyrax graecus							
	Pikermi						**Halmyropotamos**	
	type md.g.		type md.d.		type m d-g		1966/6, 7,10,m	
	L	W	L	W	Lm	Wm	L	W
I_1							7,55	10,7
I_2							9,37	16,9
I_3							6	5,4
C							10,43	7,57
P_1					13	9	11,47	8,45
P_2					14	11	12,83	9,6
P_3	16,9	11,6			16,9	11,6	15,18	11,57
P_4	15,7	12,1	17,8		16,7	12,1	17,43	12,37
M_1	23,9	12,9	22,4	12,8	23,2	12,86		
M_2	29,9	13,8	29,6	13,5	29,8	13,67		
M_3	39,5	14			39,5	14		

Mesures directes pour les spécimens de Pikermi, sauf P_1 et P_2, et de Halmyropotamos (d'après MELENTIS, 1966).

	P. rossignoli **Soblay**		*P. kruppii* **Garkin** (Av889/3, 892, m)		*K. kachethicus* **Kvabebi** (K10-3013)	
	L	W	L	W	L	W
I_1					11	16
I_2					15	12,5
I_3					4,5	5
C					8,5	7,25
P_1					9,5	8,25
P_2	10				12,25	10,25
P_3	11,5		13,5	10,5	16	12
P_4	14	10,6	15,7	12,6	17	12
M_1			18,05	12,85	21,5	13,5
M_2	22,5		23,4	14,6	27,75	15
M_3	31,5	13	41,2	15,6	41	14

Mesures d'après VIRET et MAZEROT, 1948 (Soblay), FORTELIUS, 1990 (Garkin), HÜNERMANN, 1985 (Garkin), VEKUA, 1972 (Kvabebi).

Dents supérieures

	Pliohyrax graecus							
	Samos Sam 24.		**Pikermi** 1966/1, m. d-g		**Halmyropotamos** 1966/3, m. d-g		**La Cantera** *P.* cf. *graecus*	
	L	W	L	W	L	W	L	W
I^1			11,9	12,5	13,65		13,25	12,05
I^2			8,85	6,1	9,2	6,3	7,7	4,9
I^3	8,91	7,59	8,95	8,3	9,25	8,6	9,2	5,3
C	12	11	9,85	11	9,45	10,25	10	9,5
P^1	13,5	13,2	11,75	12,6	11	12,6	11,15	11,45
P^2	18,3	15,4	13,75	15,25	13,5	15,15	12,9	15,4
P^3	17,7	18,1	16	16,75	15,5	18,5	15,7	17,3
P^4	17,5	21,7	15,9	19	17,9	21,05	18,1	18,8

Mesures directes pour le spécimen Sam 24 ; d'après ALCALA, SESÉ et MORALES, 1986 (La Cantera), MELENTIS, 1966 (Pikermi et Halmyropotamos).

	P. kruppii **Samos** SMNS44302		*P. rossignoli* **Soblay** 1950-8		*Kvabebihyrax* **Kvabebi** K11-13		*Sogdohyrax* **Tadzhikistan**	
	L	W	L	W	L	W	L	W
I^1	11,7	10,6			18	16	10	11,5
I^2	5,5	4,9			8		9	6
I^3	5	5,2			8	11	10	7,5
C	8,2	8			9,5	11		
P^1	8,7	10,1			9	11,5	14,5	12
P^2	9,9	14,4			13	15	15,5	13
P^3	14,3	16,3			16	15,5	19	17,3
P^4	15,2	17,2	14,87	17,22	20	23,5	20,5	20

Mesures directes pour le spécimen de Soblay ; d'après FISCHER et HEIZMANN, 1992 (Samos), VEKUA, 1972 (Kvabebi), DUBROVO, 1978 (Tadzhikistan).

RÉPARTITION

La répartition spatio-temporelle de *Pliohyrax graecus* est large : du MN9 au MN14, de l'Europe de l'Ouest au Proche-Orient. La présence de cette espèce est signalée dans les gisements de Teruel (ALCALA, SESÉ et MORALES, 1986) en Espagne, Montpellier (VIRET et THENIUS, 1952) en France, Samos (FORSYTH MAJOR, 1899 ; SCHLOSSER, 1899 ; SOLOUNIAS,1981), Pikermi (GAUDRY, 1862 ; SCHLOSSER, 1899 ; FORSYTH MAJOR, 1899a et 1899b), Halmyropotamos (MELENTIS, 1966) en Grèce et enfin à Kemiklitepe (OZANSOY, 1961) en Turquie (fig. 8). *Pliohyrax graecus* avait également été reconnu dans d'autres gisements anatoliens : Pasalar (HÜNERMANN, 1985), Esme-Akçaköy (BECKER-PLATEN, SICKENBERG et TOBIEN, 1975), Kayadibi et Garkin (HÜNERMANN, 1985) ; il s'avère cependant que les spécimens de Garkin appartiennent à l'espèce

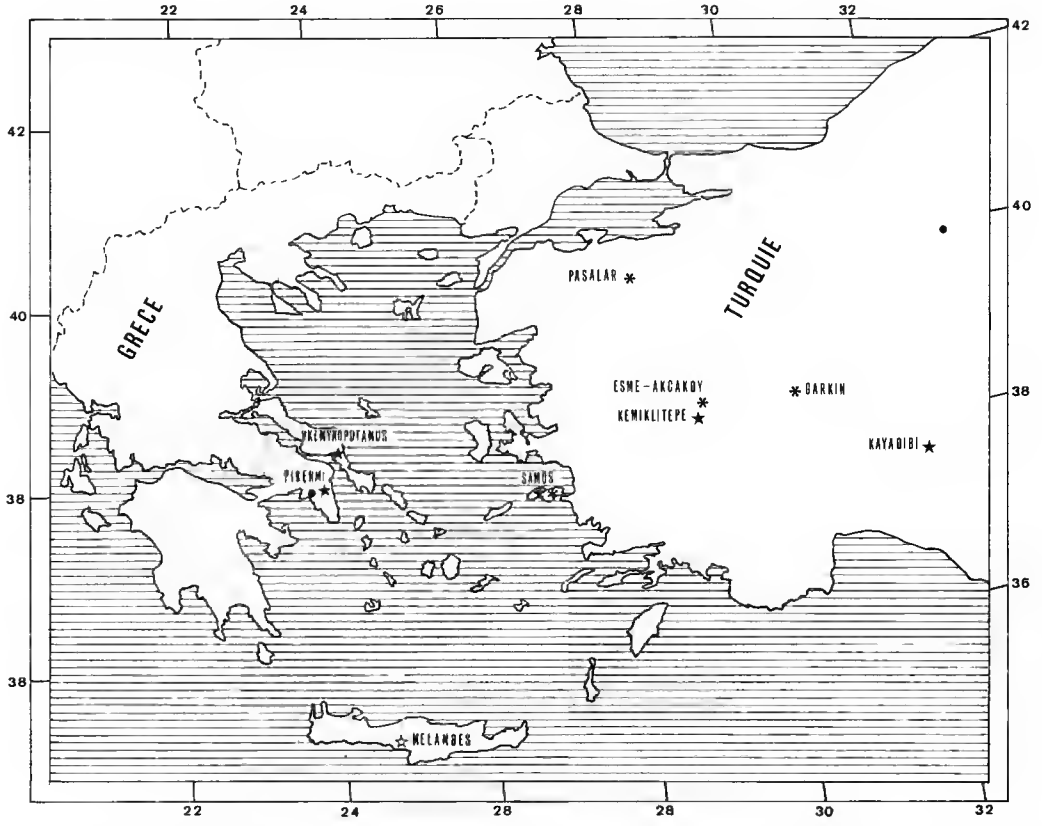


FIG. 8. — Répartition des gisements à *Pliohyrax* dans la région égéenne. Étoile noire : *P. graecus* ; astérix : *P. kruppii* ; étoile blanche : *Pliohyrax* sp. FISCHER et HEIZMANN (1992) notent la présence de *P. kruppii* à Pikermi, non répertoriée ici ; la présence de *P. graecus* à Kayadibi n'a été signalée que par HÜNERMANN (1985).

Spatial distribution of localities with Pliohyrax. *Black star :* P. graecus ; *asterisk :* P. kruppii ; *white star :* Pliohyrax *sp. FISCHER and HEIZMANN (1992) mentioned the occurence of* P. kruppii *at Pikermi (here not taken) ;* P. graecus *in Kayadibi was only noted by HÜNERMANN (1985).*

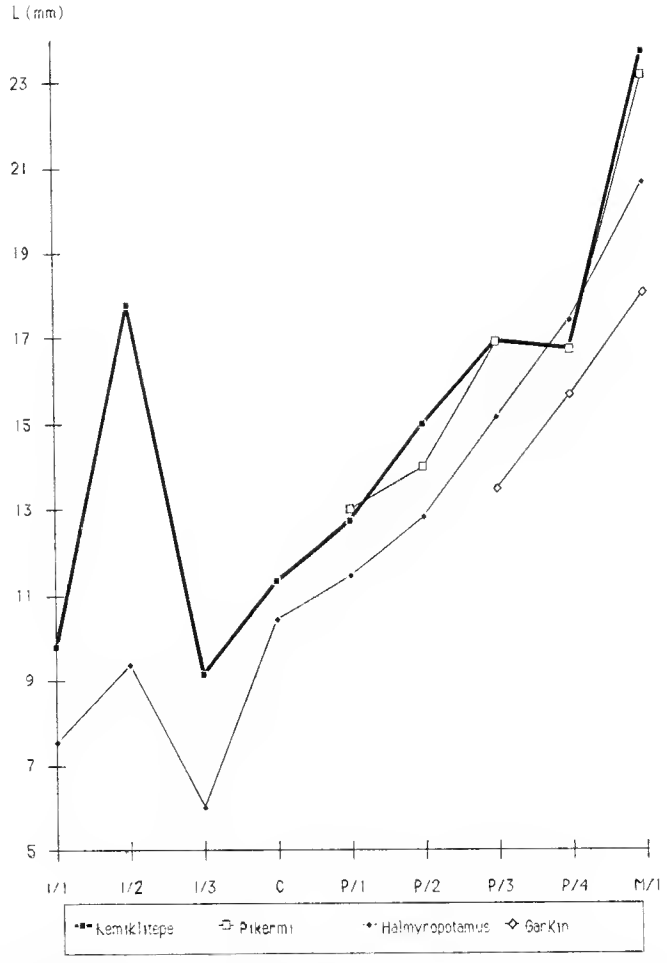


FIG. 9a. — Comparaison de spécimens de *Pliohyrax graecus* en provenance de diverses régions ; les longueurs dentaires de *Pliohyrax kruppii* permettent de mesurer l'importance relative des similitudes et des différences intraspécifiques éventuelles : longueurs dentaires inférieures de Kemiklitepe, Pikermi (spécimen-type) et Halmyropotamos (moyennes des spécimens 1966/6,7,10) ; *P. kruppii* (Garkin, moyennes des spécimens $AV889_3$, 892).

Pliohyrax kruppii, que ceux de Pasalar et Esme-Akçaköy s'en rapprocheraient (FISCHER et HEIZMANN, 1992) tandis que les fragments de Kayadibi, "hyrax" non identifié (SICKENBERG et TOBIEN, 1971) restent des hyracoïdes indéterminés (FISCHER, 1992).

En dépit de cette large répartition, les tailles des différentes populations attribuées à *Pliohyrax graecus* restent circonscrites à l'intérieur de valeurs limites d'écart compatible avec une variation spécifique normale ; les spécimens de Kemiklitepe se rapprochent sensiblement des formes de Pikermi et de Samos, non seulement de par leur morphologie dentaire mais également par leurs caractéristiques biométriques (fig. 9) ; on peut même noter une certaine unicité des rapports des dents entre elles et la constance de caractéristiques morphologiques de "détail". Peut-on en déduire, sinon une niche écologique identique, du moins un environnement semblable, notamment au niveau de la végétation et donc du climat ?

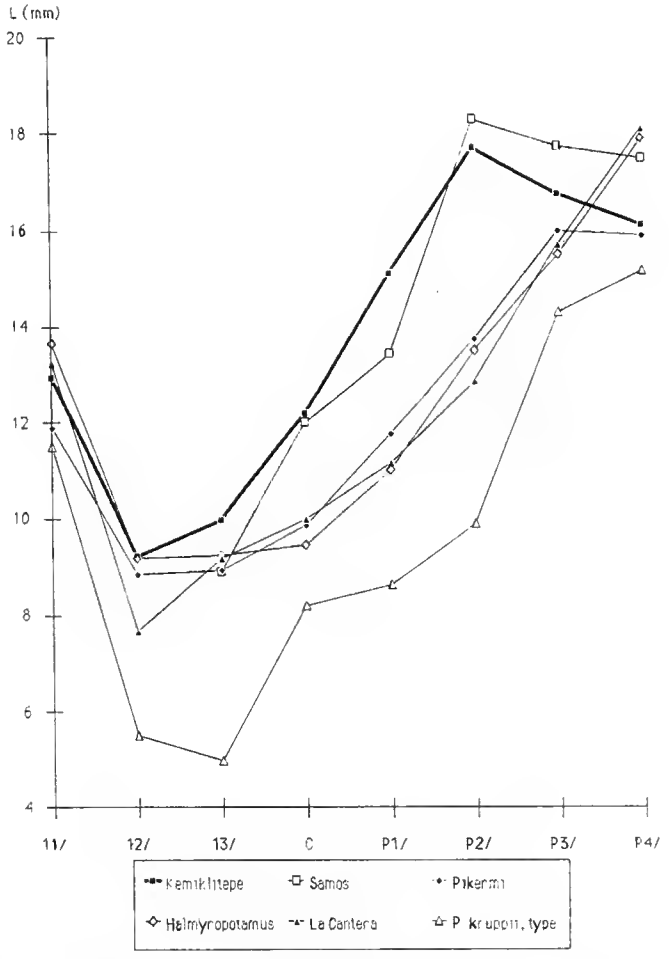


FIG. 9b. — Longueurs dentaires supérieures de Kemiklitepe, Pikermi (spécimen 1966_1), Halmyropotamos (1966_3), Samos (Sam24) et La Cantera ; *P. kruppii* (spécimen-type : SMNS44302).

Comparison of P. graecus *from different localities with* P. kruppii. *a : Lenght of lower teeth from Kemiklitepe, Pikermi (type specimen) and Halmyropotamos attributed to* P. graecus, *and from Garkin attributed to* P. kruppii. *b : Lenght of upper teeth from Kemiklitepe, Pikermi, Halmyropotamos, Samos and La Cantera (*P. graecus*), and the type specimen of* P. kruppii *from Samos.*

NICHE ÉCOLOGIQUE

Le genre *Pliohyrax* est recensé sous la forme de plusieurs espèces dans divers gisements sur tout le pourtour de la région égéenne, notamment en Turquie. Les gisements anatoliens témoignent tous d'un biotope comparable : milieu à larges aires ouvertes, steppes et bosquets d'arbustes secs (BECKER-PLATEN, SICKENBERG et TOBIEN, 1975 ; FORTELIUS, 1990). Les gisements à *Pliohyrax graecus* de Grèce présentent des faunes de milieux steppiques ouverts ; à Halmyropotamos : "the fauna is to be characterized as belonging to the steppe" (MELENTIS, 1967 : 395).

La forme particulière de l'orbite, qui ne peut être déterminée de façon indubitable ici, indiquerait un mode de vie semi-aquatique (VEKUA, 1972). Par ailleurs, la nature de la végétation et les conditions climatiques devraient être déductibles de la morphologie dentaire. Les incisives centrales (I^1, I_1 et I_2) tranchantes et robustes, certaines (I^1 et I_2) à croissance continue, les dents jugales lophées, de *Pliohyrax graecus* , sont autant de confirmations de son régime alimentaire herbivore, commun à tous les hyracoïdes. "Les dents à couronne relativement haute indiquant habituellement le mâchage d'une nourriture végétale dure, témoignent de conditions d'un milieu plus ou moins sec..." (VEKUA, 1972). L'étude des facettes d'usure des incisives inférieures effectuées par cet auteur sur la mandibule de *Kvabebihyrax* permet, malgré leur différence de forme, d'effectuer quelques comparaisons instructives avec les incisives de la forme de Kemiklitepe. L'usure des faces occlusales des incisives inférieures centrales est dû au frottement de ces dernières contre la face postéro-linguale des I^1 lors de l'occlusion. La forme de la surface d'usure de I^1 montre que les incisives centrales supérieures et inférieures sont en opposition partielle. Si l'on peut admettre que *Kvabebihyrax* tranchait les plantes à l'aide de ses premières incisives (I_1) et de ses incisives caniniformes (I_2 et I^1), il faut alors reconnaître sans réticence que *Pliohyrax graecus* possédait toutes les qualités requises pour agir de même : si la première incisive supérieure présente une section triangulaire, les deux premières incisives inférieures sont nettement en lame et donc aptes à sectionner. Par ailleurs, tout comme l'hyracoïde de Kvabebi, celui de Kemiklitepe présente des facettes d'usure postérieures et linguales fortement marquées au niveau de I_1 ; puisque aucune dent supérieure n'entre en contact avec les portions concernées de cette dernière, l'usure ne peut être due qu'aux végétaux eux-mêmes, lors de leur arrachage, arrachage devenant nécéssaire dans le cas de plantes trop dures pour que le sectionnement soit suffisant. Un autre argument prône en faveur de ce mode d'alimentation : la mandibule de *Pliohyrax graecus* présente labialement, sous la série C-P une fosse marquée. Chez les hyracoïdes actuels, qui ne présentent pas cette morphologie particulière, cet emplacement correspond à l'insertion profonde du muscle buccinateur. Il serait donc logique de penser que ce muscle était particulièrement développé chez certains hyracoïdes fossiles, donnant à leur mâchoire une plus grande mobilité dans les mouvements latéraux ; en effet, la fonction du buccinateur est de tirer "sur l'angle de la bouche et [d'agrandir] ainsi l'orifice buccal dans le sens transversal." (BARONE, 1968 : 451). A propos du grand développement et de la complexité du masseter chez certains hyracoïdes, JANIS (1983 : 87) déclare qu'ils sont fonctionnellement associés "...with the adoption of a pronounced transverse component of movement to the jaw in the mastication of a diet of fibrous vegetation." Il n'est peut-être donc pas abusif de conclure, à propos de l'alimentation de l'hyracoïde de Kemiklitepe, qu'elle devait être constituée de végétaux fibreux et durs, dont la mastication se trouvait être facilitée par la semi-hypsodontie des dents jugales. La nature du régime alimentaire de *Pliohyrax graecus* tendrait à corroborer les hypothèses émises à propos du milieu environnant rencontrés dans les différents gisements où cette espèce est présente.

La section transversale ovalaire (allongement antéro-postérieur) de l'humérus est fonctionnellement corrélée à une direction préférentielle de mouvement, à savoir la flexion-extension. Ceci est confirmé au niveau de l'articulation du coude : les saillies médiales et latérales de l'extrémité humérale empêchent tout mouvement de rotation, le large orifice de communication entre les fosses oléocrânienne et coronoïdienne devant permettre une extension prononcée du membre antérieur. Le maintien rigide de l'humérus dans le même plan que les os de l'avant-bras s'observe chez les damans actuels mais l'articulation conservée d'un hyracoïde du Miocène témoigne de son caractère plus marqué chez au moins une espèce fossile (FISCHER, 1992).

Le nombre d'hyracoïdes connus à Kemiklitepe est trop faible pour envisager l'évaluation de son mode de vie. Cependant, *Pliohyrax graecus* est relativement abondant dans certains gisements (une trentaine de spécimens à Samos par exemple) ; or, actuellement, les hyracoïdes grégaires sont tous terrestres. D'autre part, cette espèce est de grande taille, donc peu apte à mener, à priori, une vie arbori-

cole. Les damans arboricoles actuels vivent préférentiellement dans les forêts tropicales et non dans les biotopes steppiques. Les formes terrestres actuelles vivent en colonies de cinq à cinquante individus (ALCALA, SESÉ et MORALES, 1986), ce qui semblerait plus en rapport avec la richesse de certains gisements.

CONCLUSION

Les gisements de Kemiklitepe (KTA et KTB) témoignent de l'existence au Néogène, vraisemblablement au Turolien, d'un grand hyracoïde, *Pliohyrax graecus*, caractéristique des zones steppiques arides ; *Pliohyrax graecus* est défini par MELENTIS (1966 : 203) comme étant un "habitant des steppes". Au vu des caractéristiques morphologiques et du degré d'évolution des spécimens étudiés, la faune de Kemiklitepe semble très proche de celles de Samos et de Pikermi, elle pourrait donc approximativement être située dans la zone du MN12.

Au niveau inférieur (KTD), un fragment d'humérus indique l'existence d'un grand hyracoïde.

Remerciements

Les campagnes de fouilles à Kemiklitepe ont été organisées par S. SEN, avec la participation de H. BOCHERENS, L. DE BONIS, N. DALFES, D. GERAADS, J. J. JAEGER, G. KOUFOS et J. M. MAZIN. D. VISSET a réalisé les figures dentaires. Les photographies sont l'œuvre de C. ABRIAL. Ce manuscrit a bénéficié des conseils et critiques de M. FISCHER, C. GUÉRIN et S. SEN.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALCALA, L., C. SESÉ et J. MORALES, 1986. — Hallazgo de hiracoideos en el area de Teruel. Nuevos datos sobre el transito Vallesiense-Turoliense. *Paleontol. evol.*, **20** : 69-78.

BARONE, R., 1968. — Anatomie comparée des mammifères domestiques. Tome II, Arthrologie et Myologie. Laboratoire d'Anatomie de l'École nationale Vétérinaire , Lyon : 1066 p.

BECKER-PLATEN, J. D., O. SICKENBERG et H. TOBIEN, 1975. — Die Gliederung der Vertebraten-Lokalfaunen der Türkei und ihre Altersstellung (3). *Geol. Jahrb.*, Reihe B, Heft **15** : 19-100.

DUBROVO, I. A., 1978. — New Data on fossil Hyracoidea. *Paleont. J.*, **12** (3) : 375-383.

FISCHER, M. S., 1992. — Hyracoidea. *Handbuch der Zoologie*, Herausgeber J. Niethammer, H. Schliemann, D. Stark. W. de G., de Gruyer, Berlin. Band VIII Mammalia, Teilband **58** : 169 p.

FISCHER, M. S., et E. P. J. HEIZMANN, 1992. — Über neogene Hyracoiden (Mammalia) Die Gattung *Pliohyrax* . *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **186** (3) : 321-344.

FORSYTH MAJOR, C. J., 1899a. — Note upon *Pliohyrax graecus* (Gaudry) from Samos. *Geol. Mag.*, Decade IV, **6** : 507-508.

— 1899b. — The Hyracoid *Pliohyrax graecus* (Gaudry) from the Upper Miocene of Samos and Pikermi. *Geol. Mag.*, Decade IV, **6** (426) : 547-554.

FORTELIUS, M., 1985. — Ungulate cheek teeth : developmental, functional and evolutionary interrelations. *Acta zool. fenn.*, **180** : 76 p.

— 1990. — Less common ungulate species from Pasalar, Middle Miocene of Anatolia (Turkey). *J. human evol.*, **19** : 479-487.

GABUNIA L. K. et A. K. VEKUA, 1966. — A fossil hyrax in the Akchagylian of Eastern Georgia. *Trudy Inst. Paleobiol., Akad. Nauk. GSSR.* : 93-100.

GAUDRY, A., 1860. — Résultats des fouilles exécutées en Grèce sous les auspices de l'Académie. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **51** : 926-929.

— 1862. — Animaux fossiles et géologie de l'Attique. Ed. Savy, Paris, **1** : 215-218.

GOLPE-POSSE, J. M. et M. CRUSAFONT-PAIRO, 1981. — Presencia de un Hiracido en el Vallesiense de Can Llobateres (Sabadell, cuenca del Vallès ; depresion catalana, Espana). *Bol. R. Soc. esp. Hist. nat.*, Seccion Geologica, **79** : 265-276.

HÜNERMANN, K. A., VON, 1985. — Schliefer (Mammalia, Hyracoidea, Procaviidae) aus dem Neogen Anatoliens. *Eclog. geol. Helv.*, **78** (3) : 693-705.

JANIS, C. M., 1983. — Muscles of the masticatory apparatus in two genera of hyraces (Procavia and Heterohyrax). *J. Morphol.*, **176** : 61-87.

KOENIGSWALD, G. H. R. VON, 1932. — *Metaschizotherium fraasi* , ein neuer Chalicotheriide aus dem Obermiocän von Steinheim, a. Albuch. *Paleontographica*, suppl., **8** : 1-23.

— 1966. — Fossil Hyracoidea from China. *Proc. K. ned. Akad. Wet.*, serie B, **69** (3) : 345-356.

KUSS, S. E., 1976. — Ein erster Fund von *Pliohyrax* aus dem Vallesian von Kreta/Griechenland. *N. Jahrb. Geol. Paläont.*, Heft **3** : 129-192.

MELENTIS, J. K., 1966. — Studien über fossile Vertebraten Griechenlands. 12. Neue Schädel- und Unterkiefer-funde von *Pliohyrax graecus* aus dem Pont von Pikermi (Attica) und Halmyropotamos (Euboea). *Ann. géol. Pays hell.*, sér. 1, **17** : 182-210.

— 1967. — Studien über fossile Vertebraten Griechenlands. 19. Die Pikermifauna von Halmyropotamos (Euböa, Griechenlands). 1 Teil : Odontologie und Kraniologie. *Ann. géol. Pays hell.* , sér. 1, **18** : 283-411.

MEYER, G. E., 1978. — Hyracoidea. *In* : V. J. MAGLIO & H. B. S. COOKE (Eds.) : Evolution of African Mammals. Cambridge (Harvard University Press) : 284-314.

OSBORN, H. F., 1899. — On *Pliohyrax kruppii* Osborn, a fossil hyracoid from Samos, Lower Pliocene, in the Stuttgart collection. A new type and the first known tertiary hyracoid. *Proc. 4th int. Cong. Zool.*, Cambridge : 173-174.

OZANSOY, F., 1961. — *Hyaena Senyüreki* Ozansoy du Pliocène Supérieur (Sinap Moyen) et la répartition verticale du genre *Hyaena* dans le système pliocène de Turquie. *Bull. min. Res. Explor. Inst. Turkey*, **57** : 97-120.

PICKFORD, M., and M. S. FISCHER, 1987. — *Parapliohyrax ngororaensis*, a new hyracoid from the Miocene of Kenya, with an outline of the classification of Neogene Hyracoidea. *N. Jahrb. Geol. Paläont.*, Abh. **175** : 207-234.

SCHLOSSER, M., 1899. — Über neue Funde von *Leptodon graecus* Gaudry und die systematische Stellung dieses Säugetieres. *Zool. Anz.*, **22** : 378-380.

— 1911. — Beiträge zur Kenntnis der oligocaenen Landsäugetiere aus dem Fayum, (Ägypten). *Beitr. Paläont. Geol. Öst.-Ung.*,Wien, **24** : 51-167.

TEILHARD DE CHARDIN, P.,1939. — New Observations of the Genus *Postschizotherium* Von Koenigswald. *Bull. Geol. Soc. China*, **19** (3) : 257-267.

TUNG, Y. S., et W. P. HUANG, 1974. — A new *Pliohyrax* von Shansi. *Vertebr. palasiatica*, **12** (3) : 212-216.

VEKUA, A. K., 1972. — Kvabebskaja fauna Akchagyl'skikh pozvonochnykh. *Akad. Nauk. Gssr* . Moskva : 352 p.

VIRET, J., 1947. — Découverte d'un nouvel Ancylopode dans le Pontien de Soblay. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **224** (5) : 353.

— 1949. — Sur le *Pliohyrax rossignoli* du Pontien de Soblay (Ain). *C. r. Acad. Sci., Paris*, **228** : 1742-1744.

VIRET, J., et G. MAZENOT, 1948. — Nouveaux restes de mammifères dans le gisement de lignite pontien de Soblay. *Ann. Paléont.*, **34** : 19-58.

VIRET, J., et E. THENIUS, 1952. — Sur la présence d'une nouvelle espèce d'hyracoïde dans le Pliocène de Montpellier. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **235** : 1678-1680.

WHITWORTH, T.,1954. — The Miocene Hyracoids of East Africa. *In* : Fossil Mammals of Africa, vol. 7 : 1-58, British Museum (Natural History), London.

Toutes les photos sont réduites à 850/1000 à l'exception de la photo n°4.

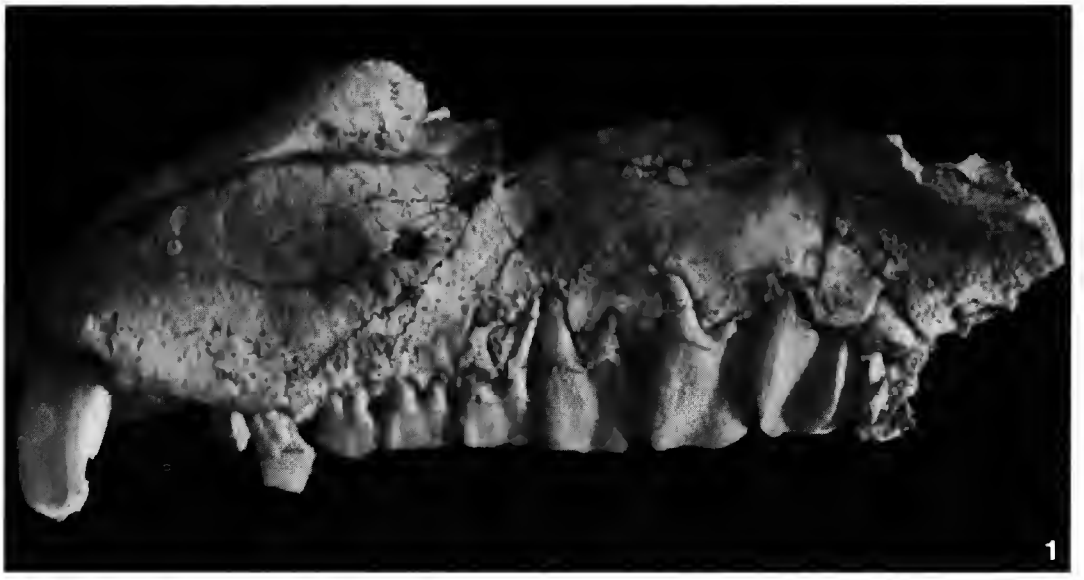
(All specimens from Kemiklitepe are illustrated to 850/1000, except the photo no 4.)

PLANCHE 1

1 — Prémaxillaire et maxillaire KTA125 en vue latérale gauche.

2 — Palais KTA125 en vue occlusale.

1. Left lateral view of premaxilla and maxilla (KTA125). — 2 . Occlusal view of palate (KTA125).



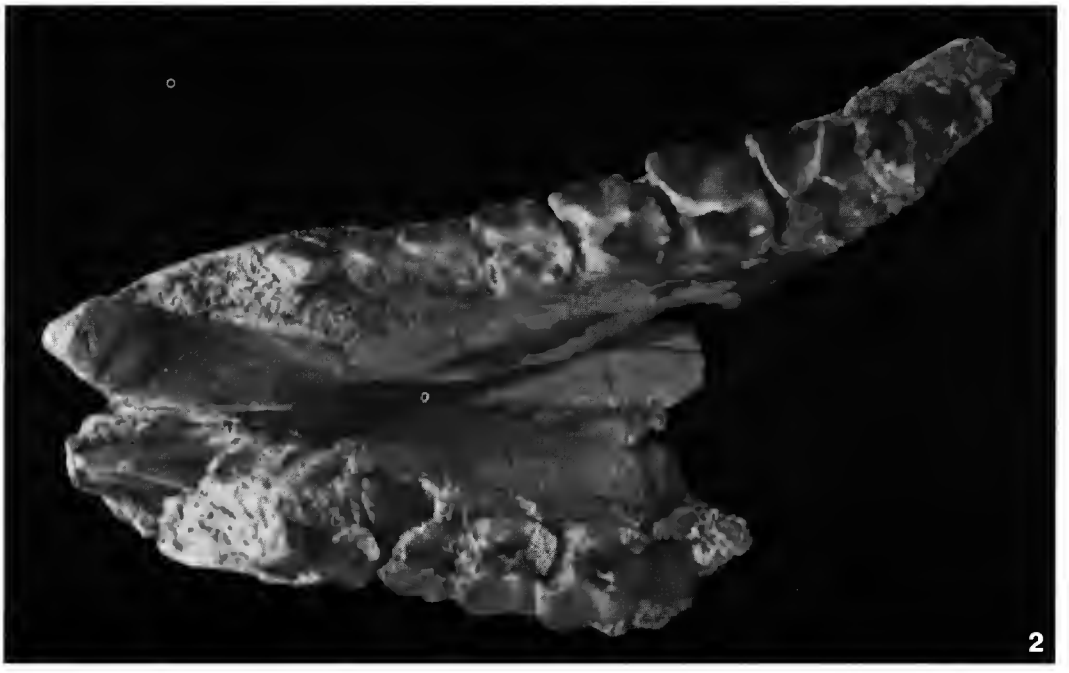


PLANCHE I

PLANCHE II

3 — Mâchoire inférieure KTA125 en vue occlusale.

4 — Mandibule gauche KTA125 en vue linguale ; (× 1,7).

5 — Mandibules KTA191 gauche et droite en vue occlusale.

6 — Mandibule gauche KTA191 en vue latérale.

3. Occlusal view of the lower jaw KTA125.— 4. Lingual view of the left mandibula KTA125 (enlarged). — 5. Occlusal view of the mandibula KTA191. — 6. Labial view of the left lower jaw KTA191.

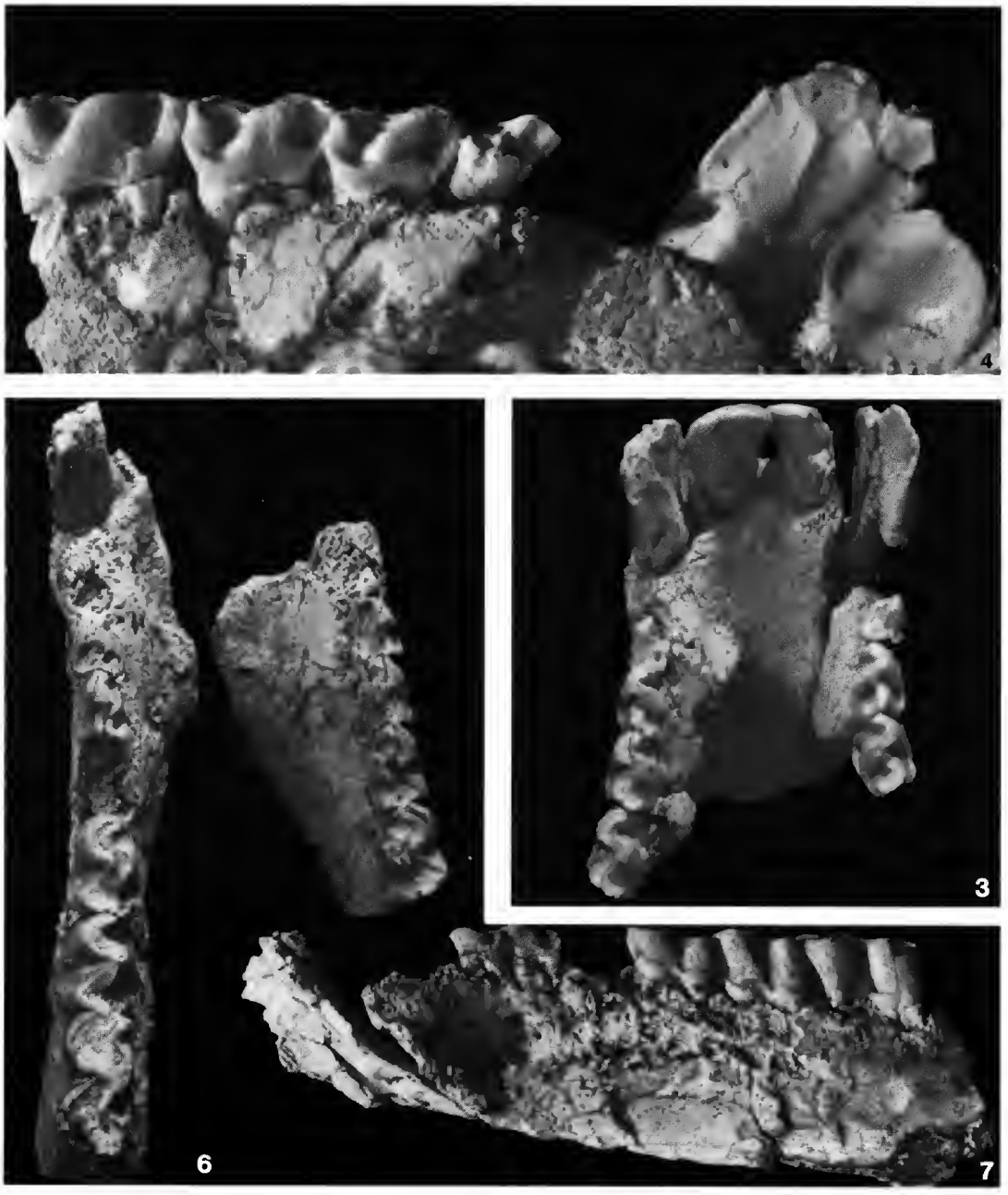


PLANCHE II

PLANCHE III

7 — Mandibules juvéniles KTB92 en vue occlusale.

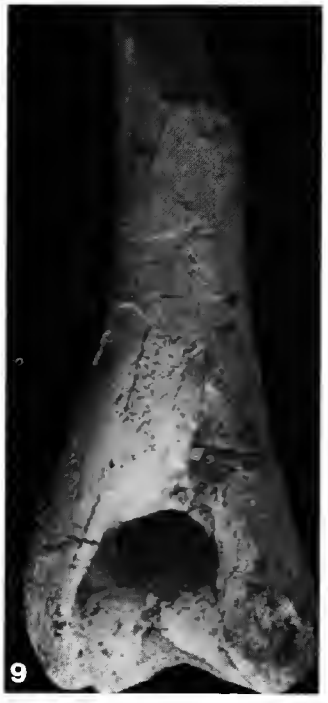
8 — Mandibule juvénile KTB92 gauche en vue latérale.

9 — Extrémité distale de l'humérus KTD57 en vue postérieure.

10 — Extrémité distale de l'humérus KTD57 en vue latérale.

11 — Extrémité distale de l'humérus KTD57 en vue antérieure.

7. Occlusal view of the mandibula of young individual KTB92. — 8. Labial view of the same specimen. — 9. Posterior view of the humerus KTD57. — 10. Lateral view of the same specimen. — 11. Distal view of the same specimen.



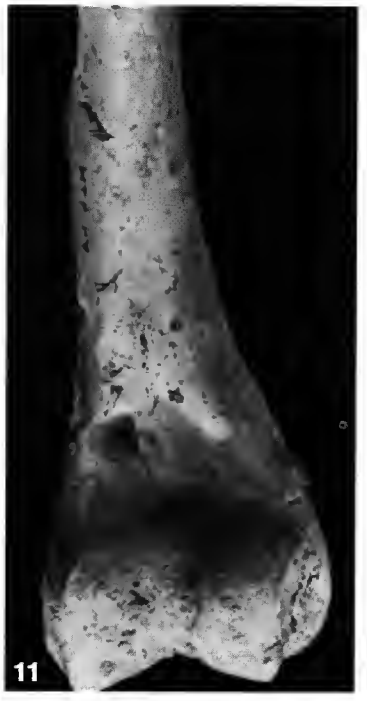


PLANCHE III

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994,
section C, n° 1 : 143-157.

Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie : 7. Proboscidea (Mammalia)

par Pascal TASSY

Résumé. — Les restes de proboscidiens découverts dans le site de Kemiklitepe (Miocène supérieur de Turquie) appartiennent à l'éléphantoïde *Choerolophodon pentelici* (Gaudry et Lartet, 1856). L'espèce est présente dans les deux niveaux reconnus à Kemiklitepe : KTA-KTB et KTD. On reconnaît *Choerolophodon pentelici pentelici* à KTA-KTB, tandis qu'un stade évolutif plus primitif de l'espèce — nommé ici *Choerolophodon pentelici* ssp. indet. — est présent à KTD.

Abstract. — The proboscidean remains discovered at Kemiklitepe (late Miocene of Turkey) belong to one elephantoid species : *Choerolophodon pentelici* (Gaudry and Lartet, 1856). The species is present in the localities named KTA, KTB (upper level) and KTD (lower level). *Choerolophodon pentelici pentelici* is recognized at KTA-KTB whereas a more primitive evolutionary grade — here named *Choerolophodon pentelici* ssp indet. — is described at KTD.

P. TASSY, *Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie Humaine, Université P. et M. Curie, 4 place Jussieu, 75252 Paris cedex 05 (URA 12, CNRS).*

Les restes de proboscidiens décrits dans cet article ont été découverts en 1989 et 1990 par une équipe dirigée par S. SEN. On trouvera dans SEN (ce volume) la présentation géologique et stratigraphique des deux gisements de Kemiklitepe, KTA-KTB et KTD. Une épaisseur de quinze mètres de sédiments sépare le niveau le plus récent (KTA-KTB) du plus ancien (KTD). Les faunes de ces deux niveaux sont respectivement attribuées (SEN *et al.*, ce volume) au Turolien inférieur (MN 11) et au Turolien supérieur (MN 12).

Le matériel découvert à Kemiklitepe, aussi bien dans le niveau inférieur KTD que dans le niveau supérieur KTA-KTB, se rapporte à une seule espèce d'éléphantoïde, *Choerolophodon pentelici* (Gaudry et Lartet, 1856)[1]. Une mandibule (provenant du KTD) et un palais (provenant de KTB) montrent quelques traits typiques de l'espèce, tandis que les restes appartenant au squelette post-crânien sont d'un éléphantoïde. En effet, aucun élément des extrémités ne peut être attribué à un deinothère. Comme les éléments diagnostiques du genre *Choerolophodon* (synapomorphies) relatifs au carpe

---

[1]. Le binôme original conçu par GAUDRY et LARTET (1856) est "*Mastodon pentelicus*". GAUDRY (1862 : 142) substitua "*pentelici*" à "*pentelicus*" qu'il tenait probablement pour un substantif. Depuis 130 ans, malgré quelques exceptions, cette décision fait autorité ; elle a notamment été suivie par SCHLESINGER (1917 : 180) lorsqu'il fonda son nouveau sous-genre *Choerolophodon* sur l'espèce "*Mastodon pentelici*". Je me conforme donc à l'orthographe préconisée par GAUDRY. Il reste que le terme "*pentelicus*" peut aussi être tenu pour un adjectif (GAFFIOT, Dictionnaire latin-français. Paris, 1934 : 1139) : la rectification n'était donc pas nécessaire.

(robustesse, massivité, proportions ; articulation particulière entre le trapézoïde et le magnum - voir plus loin) sont présents sur les restes de Kemiklitepe, il est raisonnable d'attribuer à l'espèce *Choerolophodon pentelici* les os du squelette post-crânien dans leur ensemble.

I. NIVEAU KTD

Ordre PROBOSCIDEA Illiger, 1811

Superfamille ELEPHANTOIDEA Gray, 1821

Plésion (genre) **CHOEROLOPHODON** Schlesinger, 1917

Espèce **Choerolophodon pentelici** (Gaudry et Lartet, 1856)

Choerolophodon pentelici ssp. indet.

MATÉRIEL : Mandibule avec D_{3-4} dr. et g. (KTD66) ; scaphoïde dr. (KTD67) ; pyramidal dr. (KTD68) ; trapézoïde dr. (KTD69) ; trapézoïde dr. (KTD70) ; trapézoïde dr. (KTD71) ; magnum g. (KTD72) ; astragale dr. (KTD73) ; astragale dr. (KTD 74) ; calcaneum dr. (KTD75) ; cuboïde dr. (KTD76). McII g. (KTD77) ; McIII dr. (KTD78) ; McIV dr. (KTD79) ; portion de McV g. (KTD80) ; 1ère phalange du 5e rayon postérieur g. (KTD81).

DESCRIPTION

La mandibule KTD66 est d'un jeune individu. Les D_3 sont usées tandis que les D_4 sont en éruption et seul le premier lophide de la D_4 dr. présente de légères facettes d'usure (on sait que les D_2 ont disparu chez *Choerolophodon*). La morphologie des dents de lait est typiquement choerolophodonte (émail ridulé, nombreuses petites cupsides secondaires, lophides de la D_4 en V pointé en avant).

La mandibule, comme les dents de lait qu'elle porte, est de petite taille (tabl. I et II). Les D_3 se situent du côté des plus petites connues de *Choerolophodon pentelici* d'âge réputé Turolien et qui proviennent de Maragha (D_3 BMNH 3957 = 44 × 31 mm) ; les D_4 sont plus petites (73,6 × 46,5 mm à Maragha-Ketschana : SCHLESINGER, 1917). Elles sont plus grandes que les dents correspondantes d'âge plus ancien (Vallésien) décrites à Yassiören (Sinap moyen) par OZANSOY (1965) sous le binôme *Choerolophodon anatolicus* et rapportées à l'espèce-type par GAZIRY (1975) et TASSY (1985) (D_3 = 38 × 25 mm ; D_4 = 39 × 24 mm).

La mandibule de KTD se distingue de la mandibule de Yassiören par la gracilité du rostre. A Kemiklitepe la hauteur du rostre symphysaire est en effet moins forte que celle de la branche horizontale ; à Yassiören le rostre est aussi haut que la branche horizontale (62 mm). Peut-être a-t-on ici sur le spécimen de KTD le début de gracilisation du rostre symphysaire propre à *Choerolophodon pentelici pentelici*, en liaison avec l'absence d'inclinaison ventrale du rostre. Ce n'est là qu'une supposition puisqu'il s'agit d'une mandibule très juvénile.

Les éléments appartenant au squelette post-crânien se caractérisent par leur grande taille. Or *Choerolophodon pentelici* était une espèce de forte taille, aux membres plus robustes que chez *Gomphotherium angustidens*, l'espèce dominante dans le Miocène moyen européen, ou même que chez l'éléphant actuel, d'Asie aussi bien que d'Afrique.

Le cuboïde est très aplati (mensurations de KTD76 : largeur = 131,5 mm, hauteur = 46 mm, profondeur = 101,4 mm). Le trapézoïde est muni sur la face latérale d'une facette antérieure pour le magnum nettement concave, disposition qui correspond à la saillie du coin antéro-dorsal du magnum (pl. II) ; c'est une apomorphie du genre, visible sur les mains de *Choerolophodon pentelici* figurées par SCHLESINGER (1917) et GAZIRY (1976). Cette région manque malheureusement sur le seul magnum récolté (KTD72).

MENSURATIONS (mm) DES TRAPÉZOÏDES : KTD69 : hauteur = 55,6 ; largeur = 67 ; profondeur = 105. KTD70 : hauteur = 63,9 ; largeur = 92 ; profondeur = — . KTD70 : hauteur = 65,2 ; largeur = 82,5 ; profondeur = —.

TABLEAU I. — Mensurations crâniennes et mandibulaires de *Choerolophodon pentelici* de Kemiklitepe (en mm).

Mandibule (KTD66)		
Hauteur de la branche horizontale prise au bord antérieur de D_3	67,6 (à g.)	66 (à dr.)
Hauteur de la branche horizontale prise à la symphyse	48 (à g.)	49,9 (à dr.)
Hauteur de la branche horizontale prise au départ de la branche montante	est. 54 (à g.)	
Largeur prise à la symphyse	98,2	
Largeur interne de la gouttière symphysaire	46	
Largeur externe de la gouttière symphysaire	56,5	
Epaisseur de la branche horizontale prise au bord antérieur de D_3	35,7 (à g.)	
Palais (KTB101)		
Largeur interne prise au bord antérieur de D^3	42	
Largeur interne prise au bord antérieur de D^4	37	

TABLEAU II. — Mensurations dentaires de *Choerolophodon pentelici* de Kemiklitepe (en mm).

On a indiqué entre parenthèses le numéro d'ordre du lophe(ide) où est prise la largeur et la hauteur (po = côté posttrite ; pre = côté prétrite).

		L	l max.	H max.
D^3 dr.	KTA194	54	43,8 (2)	—
D^3 dr.	KTB101	55,2	45,9 (2, 3)	—
D^3 g.	KTB101	55	46,1 (2)	—
D^4 dr.	KTB101	79,3	48 (2)	36,6 (po2)
D^4 g.	KTB101	77,5	53,2 (3)	30,1 (po2
D_3 g.	KTA192	59,1	—	23,4 (po2)
D_3 dr.	KTD66	44,4	26,4 (2)	—
D_3 g.	KTD66	47,3	27 (2)	—
D_4 dr.	KTD66	67	34 (2)	31,6 (pre2)
D_4 g.	KTD66	68,3	35,6 (3)	30,3 (pre3)

II. NIVEAU KTA-KTB

Ordre PROBOSCIDEA Illiger, 1811

Superfamille ELEPHANTOIDEA Gray, 1821

Plésion (genre) **CHOEROLOPHODON** Schlesinger, 1917

Espèce **Choerolophodon pentelici** (Gaudry et Lartet, 1856)

Choerolophodon pentelici pentelici (Gaudry et Lartet, 1856)

MATÉRIEL : Palais avec D^{3-4} dr. et g. (KTB101) ; D^3 dr. (KTA194) ; D_3 g. en éruption dans portion de branche horizontale (KTA192) ; astragale dr. (KTA193) : pyramidal dr. (KTB102).

DESCRIPTION

Le palais (KTB101) se caractérise par sa grande taille (tabl. I et II). Les D^3 et D^4 sont parmi les plus fortes connues de *Choerolophodon pentelici*. Les D^4 surpassent même celles de l'holotype de Pikermi décrit par GAUDRY (1862) et celle de Maragha-Kopran décrite par SCHLESINGER (1917). Ces

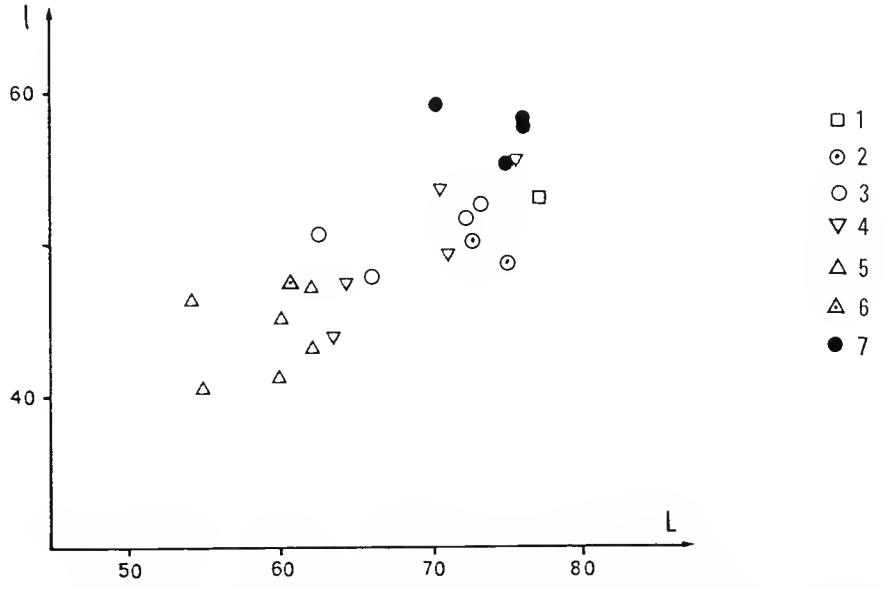


FIG. 1. — Diagramme de dispersion (longueur × largeur) des D^4 de *Choerolophodon pentelici* (1-6) et de *Choerolophodon corrugatus* (7). **1** : Kemiklitepe (niveau KTA-KTB) ; **2** : Pikermi (holotype) ; **3** : Samos (d'après SCHLESINGER, 1917) ; **4** : Maragha ; **5** : Kayadibi (d'après GAZIRY, 1976) ; **6** : Yassiören ; **7** : Siwaliks moyens (d'après TASSY, 1983).

Scatter diagram (length × width) des dp^4 of Choerolophodon pentelici *(1-6) and of* Choerolophodon corrugatus *(7). 1 : Kemiklitepe (level KTA-KTB) ; 2 : Pikermi (holotype) ; 3 : Samos (from SCHLESINGER, 1917) ; 4 · Maragha ; 5 : Kayadibi (from GAZIRY, 1976) ; 6 : Yassiören ; 7 : middle Siwaliks (from TASSY, 1983).*

grandes D^4 sont toutes plus étroites que celles de l'espèce contemporaine *Choerolophodon corrugatus* (Pilgrim), décrite dans le Miocène supérieur des Siwaliks (TASSY, 1983) (fig. 1).

La D_3 (KTA192) est également de grande taille et approche la plus forte D_3 de *C. pentelici* connue, décrite à Samos par SCHLESINGER (1917 : 61 × 37 mm). Outre sa taille, cette D_3 (fig. 2A) se distingue de celles découvertes dans le niveau de KTD (fig. 2B) par des traits morphologiques dérivés dus à la multiplication des cuspides. Ces traits sont également reconnus sur l'holotype de Pikermi (GAUDRY, 1862) et sur des D_3 de grande taille décrites à Maragha (MECQUENEM, 1924 ; pl. I fig. 12 ; SCHLESINGER, 1922, pl. 24 fig. 6). Il s'agit d'abord de l'ébauche de troisième lophide

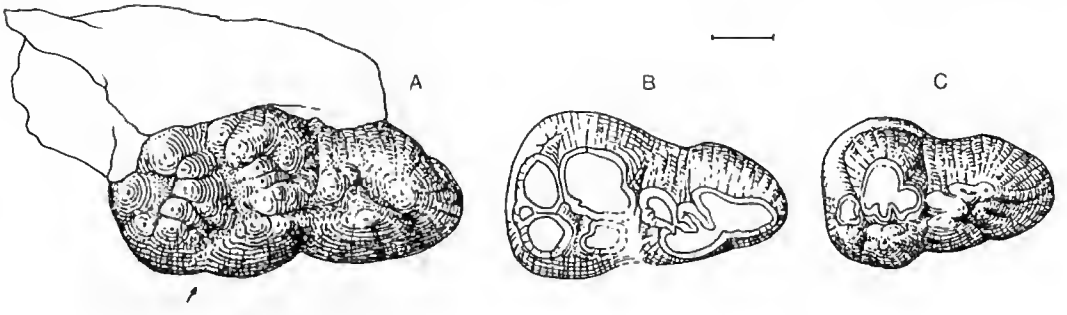


FIG. 2. — Comparaison des D_{3g} de *Choerolophodon pentelici pentelici* (A) et de *Choerolophodon pentelici* ssp. indet. (B, C). A : Kemiklitepe (KTA192) ; B : Kemiklitepe (KTD66) ; C : Yassiören (= "*Choerolophodon anatolicus*"). La flèche indique le deuxième entoflexus. Vues occlusales (échelle = 1 cm).

Comparison of the lt. dp_3 of Choerolophodon pentelici pentelici *(A) and* Choerolophodon pentelici *ssp. indet. (B, C). A : Kemiklitepe (KTA192) ; B : Kemiklitepe (KTD66) ; C : Yassiören (=* "Choerolophodon anatolicus"*). The arrow points to the second entoflexus. Occlusal views (scale = 1 cm).*

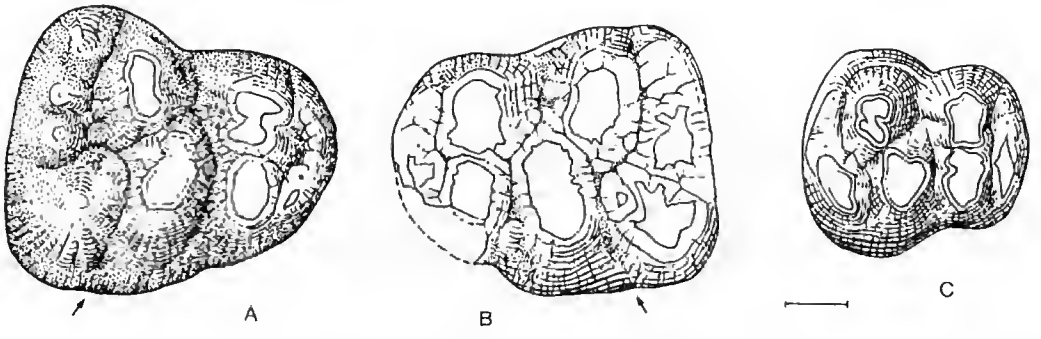


FIG. 3. — Comparaison des D^3 de *Choerolophodon pentelici pentelici* (A, B) et de *Choerolophodon pentelici* ssp. indet. (C). A : Kemiklitepe (rt. dp^3, KTB101) ; B : Pikermi (lt. dp^3, PIK1705 MNHN) ; C : Yassiören (= "*Choerolophodon anatolicus*", D^3 dr.). La flèche indique le deuxième entoflexus. Vues occlusales (échelle = 1 cm).

Comparison of the dp^3 of Choerolophodon pentelici pentelici *(A, B) and* Choerolophodon pentelici *ssp. indet. (C). A : Kemiklitepe (D^3 dr., KTB101) ; B : Pikermi (D^3 g., PIK1705 MNHN) ; C : Yassiören (=* "Choerolophodon anatolicus", *rt. dp^3). The arrow points to the second entoflexus. Occlusal views (scale = 1 cm).*

avec présence d'un deuxième entoflexus séparant le deuxième lophide des cuspides cingulaires postérieures qui réalisent ainsi un lophide postérieur. En outre, la moitié prétrite du deuxième lophide est subdivisée longitudinalement et des conules secondaires sont individualisés sur le flanc antérieur (fig. 2A). Les D_3 du niveau KTD et celles, plus anciennes, de Yassiören décrites par OZANSOY sous le nom de "*Choerolophodon anatolicus*", sont plus simples, sans deuxième entoflexus (fig. 2B-C).

Le niveau évolutif des D^3 du palais de KTB101 et de la D^3 isolée KTA194 est comparable à celui décrit sur la D_3 (KTA192). Le troisième lophe est ébauché (fig. 3) ; le deuxième entoflexus est net ; le conule posttrite du cingulum postérieur est très nettement séparé du métacône, annonçant un deuxième ectoflexus. Cette disposition est visible sur les D^3 de Pikermi (fig. 3B), ou à Samos (SCHLESINGER 1917, pl. 25 fig. 2, pl. 26 fig. 2, pl. 27 fig. 3). Elle n'existe pas sur les D^3 de Yassiören (fig. 3C) décrites par OZANSOY (1965) sous le nom de "*Choerolophodon anatolicus*", ni sur celles de Kayadibi décrites par GAZIRY (1976). Elle n'existe pas non plus chez *Choerolophodon corrugatus* y compris sur les spécimens récents (environ 7,5 Ma) de la Formation de Dhok Pathan (TASSY, 1983 ; 245, 249). De cette espèce, le seul spécimen qui approche la morphologie de *Choerolophodon pentelici pentelici* est une D^3 dr. du Miocène supérieur de Hari Talyangar en Inde figurée par TASSY (1985, fig. 257). Le troisième lophe y est néanmoins plus étroit que le deuxième alors que chez la forme de Méditerranée orientale les deux lophes considérés ont la même largeur (voir tabl. II ; la largeur du troisième lophe de la D^3 g. KTB101 est de 45 mm).

III. DISCUSSION

Le genre **CHOEROLOPHODON**

Le genre Miocène *Choerolophodon* a longtemps été confondu à la suite d'OSBORN (1936) avec le genre *Gomphotherium* Burmeister, 1837 (TOBIEN, 1973 ; COPPENS *et al.*, 1978). Il est pourtant assez singulier parmi les éléphantoïdes. C'est pourquoi, avant de discuter des particularités des restes découverts à Kemiklitepe, je consacre ce paragraphe à quelques rappels anatomiques, systématiques et stratigraphiques concernant le genre.

Le crâne de *Choerolophodon* est étroit, pourvu d'une face très développée ; les défenses supérieures sont courbées vers le haut ; la mandibule, munie d'une gouttière symphysaire large et profonde est dépourvue de défenses. La formule dentaire est réduite : perte de D_2 et de toutes les prémolaires. La "choerolophodontie" qui affecte les molaires se caractérise par différentes transformations du schéma primitif gomphothère (= bunodonte trilophodonte) : recul des tubercules principaux par rapport à l'ensemble formé par le mésoconelet et le conule central prétrite qui lui est associé, ce qui donne aux lophes(ides) (excepté le premier) une orientation en V pointé vers l'avant. Souvent l'émail est rugueux et fortement ridulé ("ptychoïdie").

Le genre *Choerolophodon* est connu exclusivement dans le Miocène de l'Ancien Monde : Afrique de l'Est et du Nord, sous-continent Indien, Proche-Orient, Europe orientale. Sa présence en Chine (quelques dents isolées) est conjecturale (TOBIEN *et al.*, 1986). Assez rare au Miocène inférieur et moyen (Bugti du Pakistan, Moghara, Maboko en Afrique), le genre est abondant dans les faunes mammaliennes du Miocène supérieur (notamment Pikermi et Maragha en Méditerranée orientale ; Formation de Dhok Pathan au Pakistan ; Formation de Ngorora en Afrique de l'Est).

Les différentes espèces attribuées au genre *Choerolophodon* sont représentées par des restes inégalement répartis : les caractères identifiés chez toutes les espèces appartiennent aux molaires. La morphologie du crâne est inconnue au Miocène inférieur et le squelette postcrânien est notablement mal connu quel que soit le niveau stratigraphique considéré.

L'espèce *Choerolophodon pentelici* est l'espèce-type du genre. Elle est fréquente dans les faunes du Miocène supérieur de Méditerranée orientale. Son extension stratigraphique va de la zone MN9 à la zone MN13 (TASSY, 1990 : 247) c'est-à-dire, pour ce qui est des gisements les plus distants, depuis le niveau de Yassiören et de Esme Akçakoy jusqu'à celui de Dytiko (pour l'âge et la faune de Dytiko voir BONIS *et al.*, 1988 : 143). Deux espèces contemporaines sont décrites dans le sous-continent Indien [*C. corrugatus* (Pilgrim, 1913) dont *Synconolophus dhokpathanensis* Osborn, 1929 est un synonyme (voir TASSY, 1983)] et en Afrique de l'Est [*C. ngorora* (Maglio, 1974) (voir TASSY, 1986)]. Chez ces espèces la choerolophodontie des molaires est nette et l'émail est le plus souvent (mais pas toujours) très ridulé. Ces espèces sont précédées chronologiquement par quelques espèces au statut taxinomique conjectural. Les espèces *C. palaeindicus* (Lydekker, 1884) du Miocène inférieur du Pakistan et *C. kisumuensis* (MacInnes, 1942) du Miocène moyen d'Afrique orientale sont peut-être synonymes et sont rassemblées par TASSY (1986) sous le vocable "*C.* 'groupe *palaeindicus*'", un groupe conçu comme souche du genre. A ce groupe se rattache peut-être l'espèce *C. spenceri* (Fourtau, 1920), représentée seulement par une mandibule provenant de Moghara (Egypte). L'espèce *C. chioticus* Tobien, 1980 du Miocène moyen de Méditerranée orientale (Chios, MN 5 ou MN 6) semble intermédiaire entre *C.* " groupe *kisumuensis*" et les espèces du Miocène supérieur (TOBIEN, 1980).

La synonymie des espèces d'Afrique est donnée par TASSY (1986) avec une analyse cladistique du genre. Depuis, ont été décrits deux nouveaux taxons. Il s'agit d'abord de *Choerolophodon zaltaniensis* Gaziry, 1987 dans le Miocène inférieur ou moyen de Djebel Zelten (GAZIRY, 1987).

D'autre part une espèce indéterminée dans le Miocène inférieur ou moyen de Bursi en Éthiopie a été décrite sous la dénomination "primitive species of *Choerolophodon*" par SUWA *et al.* (1991). La forme d'Éthiopie se caractérise selon SUWA *et al.* par la présence de défenses inférieures de section transverse ovale. Ce trait plésiomorphe oppose ce taxon aux autres espèces du genre dont la mandibule est connue. Mais cette observation, fondée sur un fragment isolé, demande à être confirmée par une association anatomique.

Seule la morphologie des molaires est contrôlée chez toutes les espèces attribuées au genre *Choerolophodon*. Or, les défenses, le crâne et la mandibule, le squelette appendiculaire fournissent des critères évolutifs propres au genre mais restent inégalement connus. De la sorte, les modalités évolutives de *Choerolophodon* sont encore mal élucidées.

En ce qui concerne *Choerolophodon pentelici*, l'espèce du Miocène supérieur, les modalités évolutives de la mandibule ont été envisagées par TASSY *et al.* (1989). La disposition du rostre symphysaire dans le prolongement de la branche horizontale et non vers le bas est un caractère dérivé (réversion), probablement une paedomorphose. L'espèce *C. pentelici* est connue depuis l'ex-Yougoslavie (Veles) à l'Ouest jusqu'en Iran à l'Est (Maragha) ; son extension septentrionale actuellement connue ne dépasse pas la Crimée (Kertch).

Quant au matériel découvert à Kemiklitepe et décrit ici, il permet d'avancer quelques tendances évolutives dans la morphologie des molaires de lait. Jusqu'à présent, elles n'avaient pas été prises en compte et avaient été implicitement tenues pour des traits dus à la variation individuelle. Il semble au contraire qu'elles aient une signification biostratigraphique.

Les restes de Kemiklitepe

Il est manifeste, tant par les dimensions que par la morphologie dentaire, que *Choerolophodon pentelici* à KTA-KTB est plus évolué qu'à KTD. Le degré évolutif manifesté à KTA-KTB se retrouve sur les restes types découverts à Pikermi (Turolien). L'attribution des restes de KTA-KTB à *Choerolophodon pentelici pentelici* est hors de doute. TASSY *et al.* (1989) ont décrit pour une

mandibule découverte à Esme Akçaköi (Vallésien) la sous-espèce *Choerolophodon pentelici lydiensis*, dont le rostre symphysaire est incliné vers le bas chez l'adulte, trait jugé primitif. On ne peut pas, en toute rigueur, estimer si le rostre symphysaire de la petite mandibule découverte à KTD, assez gracile, est destiné à s'incliner chez l'adulte ou à rester dans le prolongement de la branche horizontale (paedomorphose de *Choerolophodon pentelici*). C'est pourquoi les restes découverts dans le niveau KTD sont attribués à *Choerolophodon pentelici* ssp. indet.

Les morphologies dentaires primitives de D^3_3 décrites dans le niveau de KTD ainsi qu'à Yassiören et à Kayadibi (Vallésien), indiquent sans doute un niveau évolutif de l'espèce, plus primitif qu'à Pikermi. Il est intéressant de noter que les morphes primitifs et évolués coexistent dans les gisements de Maragha-Ketschana, ce qui indique peut-être un mélange de faunes.

D'un point de vue taphonomique, il est intéressant de remarquer que presque tous les carpiens et tarsiens ont été rongés par une hyène (détermination : A. VINCENT). Les trois astragales, provenant tant du niveau supérieur (KTA193) que du niveau inférieur (KTD13, KTD14), sont notamment broyés et rongés de la même façon : la partie latérale où s'articule l'ulna est toujours intacte, tandis que la partie médiale manque avec le *tuberculum mediale* où s'insèrent les ligaments formant l'aponévrose médiale du tarse.

Remerciements

Je remercie Sevket SEN qui m'a confié l'étude des proboscidiens de Kemiklitepe. Le matériel conservé au Muséum national d'Histoire naturelle (originaux de Pikermi, moulages de Yassiören) a pu être examiné grâce à l'obligeance de Léonard GINSBURG. Anne VINCENT a bien voulu jeter un œil taphonomique sur les carpiens et tarsiens des choerolophodontes de Kemiklitepe. Les dessins sont de Dominique VISSET, les photographies de Denis SERRETTE. Le manuscrit a bénéficié des remarques éclairées de Yves COPPENS et de Jeheskel SHOSHANI.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BONIS, L. DE, G. BOUVRAIN et G. D. KOUFOS, 1988. — Late Miocene mammal localities of the Lower Axios Valley (Macedonia, Greece) and their stratigraphic significance. *Mod. Geol.*, **13**, 141-147.

COPPENS, Y., V. J. MAGLIO, C. T. MADDEN et M. BEDEN, 1978. — Proboscidea. *In* : V. J. MAGLIO & H. B. S. COOKE (eds.), Evolution of African Mammals. Harvard University Press, 336-367.

GAUDRY, A., 1862. — Animaux fossiles et géologie de l'Attique. Savy, Paris. (1867 : atlas).

GAUDRY, A., et E. LARTET, 1856. — Résultats des recherches paléontologiques entreprises dans l'Attique sous les auspices de L'Académie. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **43** : 271-274.

GAZIRY, A. W., 1976. — Jungtertiäre Mastodonten aus Anatolien (Türkey). *Geol. Jb.*, B, **22** : 1-109.

— 1987. — New mammals from the Jabal Zaltan site, Libya. *Senckenberg. Leth.*, **68** : 69-89.

MECQUENEM, R. DE, 1924. — Contribution à l'étude des fossiles de Maragha. *Ann. Paléont.*, **13** : 133-160.

OSBORN, H. F., 1936. — Proboscidea, Vol. 1. American Museum Press, New York.

OZANSOY, F., 1965. — Étude des gisements continentaux et des mammifères du Cénozoïque de Turquie. *Mém. Soc. géol. Fr.*, n. s., **44** (102) : 1-92.

SCHLESINGER, G., 1917. — Die Mastodonten des K. K. naturhistorischen Hofmuseums. *Denkschr. K. K. naturh. Hofm. Geol. Paläont.*, **1** : 1-230.

— 1922. — Die Mastodonten der Budapester Sammlungen. *Geol. hungar.*, ed. sep., **2** (1) : 1-284.

SUWA, G., T. WHITE, B. ASFAW, G. WORLDEGABRIEL et T. YEMANE, 1991. — Miocene faunal remains from the Burji-Soyama Area, Amaro Horst, Southern Sector of the main Ethiopian Rift. *Palaeont. Afr.*, **28** : 23-28.

TASSY, P., 1983. — Les Elephantoidea miocènes du plateau du Potwar, Groupe de Siwalik, Pakistan. Ile partie : choerolophodontes et gomphothères. *Ann. Paléont.*, **69** (3) : 235-297.

— 1985. — La place des mastodontes miocènes de l'Ancien Monde dans la phylogénie des Mammalia : hypothèses et conjectures. Thèse Dr. ès Sci., *Mém. Sci. Terre Univ. Curie, Paris,* 85-34, xii + 862 p.

— 1986. — Nouveaux Elephantoidea (Mammalia) dans le Miocène du Kenya. *Cah. Paléontol.*, Éd. du CNRS, Paris.

— 1990. — The "Proboscidean Datum Event" : how many proboscideans and how many events ? *In* : E. H. LINDSAY, V. FAHLBUSCH & P. MEIN (eds.), European Neogene Mammal Chronology. Plenum Press, New York, 237-252.

TASSY, P., S. SEN, J.-J. JAEGER, J.-M. MAZIN et N. DALFES, 1989. — Une sous-espèce nouvelle de *Choerolophodon pentelici* (Proboscidea, Mammalia) à Esme Akçaköy, Miocène supérieur d'Anatolie occidentale. *C. r. Acad. Sci., Paris,*, sér. II, **309** : 2143-2146.

TOBIEN, H. 1973. — On the evolution of Mastodonts (Proboscidea, Mammalia). Part 1 The bunodont trilophodont groups. *Notizbl. hess. Landesamt. Bodenforsch. Wiesbaden*, **101** : 202-276.

— 1980. — A note on the skull and mandible of a new Choerolophodont Mastodont (Proboscidea, Mammalia) from the Middle Miocene of Chios (Aegean Sea, Greece). *In* : L. L. JACOBS (ed.), Aspects of Vertebrate History. Museum Northern Arizona Press, Flagstaff, 299-307.

TOBIEN, H., G. CHEN et Y. LI, 1986. — Mastodonts (Proboscidea, Mammalia) from the Late Neogene and early Pleistocene of the People's Republic of China. *Mainz. geowiss. Mitt.*, **15** : 119-181.

PLANCHE I

Choerolophodon pentelici ssp. indet., Miocène supérieur de Kemiklitepe, niveau KTD (Turquie), mandibule juvénile munie de D_{3-4} dr. et g. (KTD66) : A, vue latérale droite ; B, vue occlusale. × 1/2. (*Clichés D. Serrette.*)

Choerolophodon pentelici *ssp. indet., Late Miocene of Kemiklitepe, level KTD (Turkey), juv. mandible rt. and* lt_{3-4}. *(KTD66) : A, right lateral view ; B, occlusal view. × 1/2. (Phot. D. Serrette.)*

PLANCHE I

PLANCHE II

Choerolophodon pentelici ssp. indet., Miocène supérieur de Kemiklitepe, niveau KTD (Turquie) : A, trapézoïde dr. (KTD70), vue crâniale ; B, trapézoïde dr. (KTD69), vue proximale ; C, *idem,* vue crâniale ; D, *idem,* vue latérale. × 2/3. (*Clichés D. Serrette.*)

Choerolophodon pentelici *ssp. indet., Late Miocene of Kemiklitepe, level KTD (Turkey) : A, right trapezoid (KTD70), cranial view ; B, right trapezoid (KTD69), proximal view ; C, idem, cranial view ; D, idem, lateral view.* × *2/3. (Phot. D. Serrette.)*

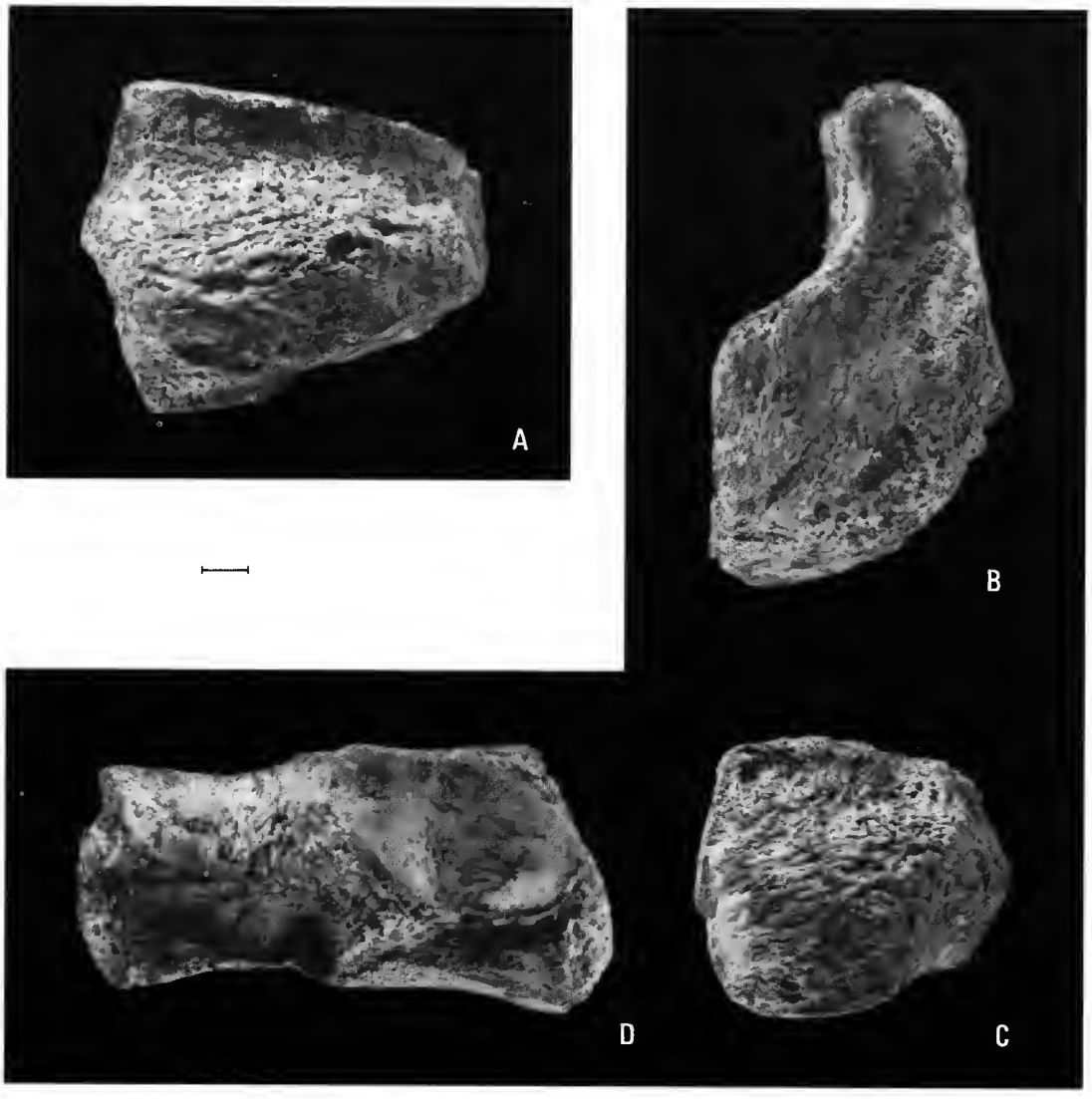


PLANCHE II

PLANCHE III

Choerolophodon pentelici pentelici, Miocène supérieur de Kemiklitepe, niveau KTA-KTB (Turquie) : A, palais muni de D^{3-4} dr. et g. (KTB101), vue occlusale (× 1/2) ; B, D_3 g. en éruption dans un fragment de mandibule (KTA192), vue occlusale (× 1). (*Clichés D. Serrette.*)

Choerolophodon pentelici pentelici, *Late Miocene of Kemiklitepe, level KTA-KTB (Turkey) : A, palate with right and left* dp^{3-4} *(KTB101), occlusal view (× 1/2) ; B, left* dp_3 *coming out of a fragment of mandible (KTA192), occlusal view (× 1). (Phot. D. Serrette.)*

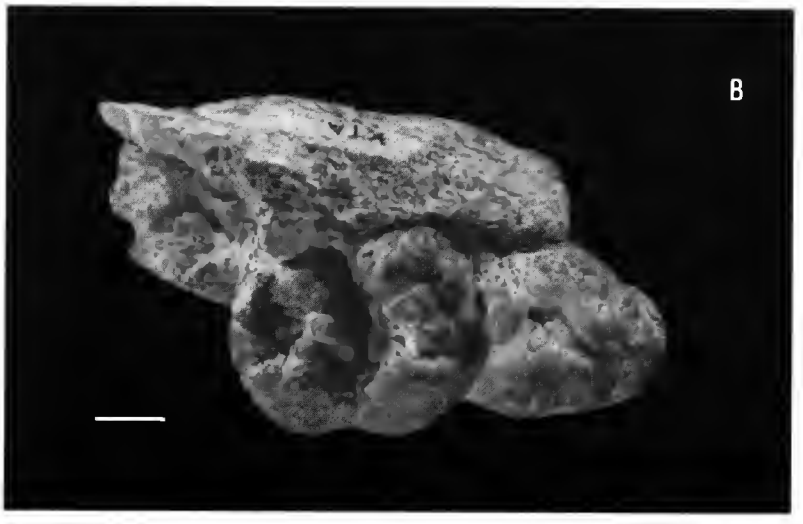


PLANCHE III

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994,
section C, n° 1 : 159-173.

Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie : 8. Giraffidae

par Denis GERAADS

Résumé. — Les Giraffidés sont abondants mais assez peu variés à Kemiklitepe. *Palaeotragus rouenii* existe dans les deux niveaux. *Samotherium major*, auquel est reconnu le rang spécifique, n'existe que dans le niveau supérieur (KTA, KTB), avec en particulier un beau crâne de femelle, tandis que de nombreux os des membres, du niveau inférieur (KTD), paraissent plus voisins de *S. boissieri*. Cette succession évoque Samos, où elle semble se retrouver.

Abstract. — Giraffids are abundant but not diverse at Kemiklitepe. *Palaeotragus rouenii* is present in both levels. *Samotherium major*, whose specific rank is acknowledged, is known from the upper level only (KTA, KTB), with especially a nice female skull, while numerous limb-bones from the lower level (KTD) are more alike *S. boissieri*. This succession recalls Samos, where it seems to occur also.

Mots-clés. — Miocène supérieur, Turquie, Giraffidae, Artiodactyla, Mammalia.

D. GERAADS, *URA 49 du CNRS, Musée de l'Homme, pl. du Trocadéro, 75116 PARIS, et Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie Humaine, Université Paris VI, 4, pl. Jussieu, 75252 PARIS cedex 05*

INTRODUCTION

Les gisements de Kemiklitepe près d'Esme ont été exploités en 1989 et 1990 sous la direction de S. SEN. La stratigraphie est indiquée par ailleurs (SEN *et al.*, ce volume).

Comme dans la plupart des gisements du Miocène supérieur de Méditerranée orientale, les Giraffidés, avec une centaine de spécimens déterminables, constituent l'un des groupes les plus abondants à Kemiklitepe, et certainement le groupe dominant par sa biomasse. Une espèce de petite taille, *Palaeotragus rouenii*, se rencontre dans les deux niveaux, qui comprennent aussi chacun une forme de plus grande taille, représentant peut-être une même lignée, *Samotherium major* dans le niveau supérieur (KTA, KTB et KTC), *Samotherium* ? sp. dans le niveau inférieur (KTD).

ABRÉVIATIONS : KT : Kemiklitepe ; PIK : Pikermi ; MGL : Musée Géologique et Minéralogique, Lausanne ; MNHNP : Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; NHB : Naturhistorisches Museum, Basel ; BMNH : British Museum (Natural History), London ; NHMW : Naturhistorisches Museum, Wien ; PIM : Paläontologisches Institut, Münster ; SMNS : Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart.

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Genre **PALAEOTRAGUS** Gaudry, 1861

ESPÈCE-TYPE : *Palaeotragus rouenii* Gaudry, 1861.

Palaeotragus rouenii Gaudry, 1861

TYPE : Crâne figuré par GAUDRY, 1862-67, pl. 45, fig. 1 ; MNHNP n° PIK-1670.

GISEMENT-TYPE : Pikermi.

DIAGNOSE : *Palaeotragus* de petite taille. Cornes pointues. Os des membres longs et grêles.

MATÉRIEL : Niveau inférieur : KTD-1 : arrière-crâne avec la corne gauche (pl.I, 3) ; KTD-47 : corne droite (peut-être même individu que KTD-1) ; KTD-49 : série dentaire supérieure avec P^3-M^3, très usées (pl.I, 4) ; KTD-59 : molaire supérieure ; KTD-56 : DP^3 ; KTD-17a et 17b : extrémité distale d'humérus et extrémité proximale de radius ; KTD-26 : métacarpe ; KTD-27 : extrémité proximale de métacarpe ; KTD-53 : extrémité distale de métacarpe ; KTD-52 : fémur ; KTD-30 : astragale ; KTD-23 : métatarse. — Niveau supérieur : KTA-113 : extrémité distale d'humérus ; KTA-7 : extrémité proximale de métacarpe.

DESCRIPTION

Les cornes, de section ovale, situées au-dessus de la barre postorbitaire, bien écartées l'une de l'autre, sont relativement longues et robustes, et presque rectilignes, leur courbure vers l'arrière n'étant qu'à peine indiquée, comme chez *P. rouenii* de Tchobroutchi (PAVLOV, 1913, fig. 3) ou dans l'espèce voisine *P. microdon* de Chine (BOHLIN, 1926, pl. 1, fig. 1) ; les cornes du type et d'un autre spécimen de Pikermi (MNHNP n° PIK 1680), ainsi que celles d'un crâne de Samos (NHMW) sont en revanche courbées vers l'arrière. Il s'agit certainement de mâles, les cornes étant, chez les femelles, soit absentes (Samos ; BOHLIN, 1926, pl. 4, fig. 11-12 ; et SMNS n°44240), soit très grêles (BOHLIN, 1926, fig. 1 chez *P. microdon* ; GERAADS, 1978, pl. 1, fig. 2, chez *P. rouenii*). Elles semblent cependant (leur pointe manque) avoir été régulièrement effilées, et non tronquées comme chez les mâles de *P. microdon* (BOHLIN, 1926, fig. 2-3). La variabilité de tous ces caractères est trop mal connue pour qu'on puisse en tirer des interprétations phylétiques.

A la différence de celui de *Samotherium*, le basioccipital est long et ses tubérosités antérieures relativement fortes. La crête occipitale est peu saillante en arrière.

Dimensions comparées du crâne.

	DT bi-orbitaire	DT sur apo. paroccipitale	DT bi-condylien	H max. occipital
P. rouenii				
KTD-1/47	#180	107	71	106
type, PIK	#180		70?	90?
DIT 2	185-	—	—	—
P. microdon	180	104	71	—

Les dents, dont les dimensions correspondent à celles de *P. rouenii*, ne présentent pas de caractère remarquable.

Les os des membres sont nettement moins abondants que ceux de *Samotherium*. Ils s'accordent bien avec ceux du "Grand Ruminant" de GAUDRY (1862-67) ; le métacarpe n'en diffère pas plus que deux métacarpes de Tchimichlia (GODINA, 1979) ne diffèrent entre eux. Les métapodes sont un peu plus courts et robustes (tabl. III et VII ; fig. 1 et 3), spécialement le métatarse, ce qui doit être dû à la variation individuelle, aucun Giraffidé ne possédant un métatarse plus court que le métacarpe.

Les deux os de KTA sont tout à fait semblables aux os homologues de KTD.

CONCLUSION

P. rouenii est connu à Pikermi, à Samos, en Macédoine et dans plusieurs gisements de l'ex-URSS ; les plus petits astragales de Maragha (fig. 2) doivent appartenir à la même espèce et on retrouve la forme voisine *P. microdon* en Chine. L'espèce existe depuis le Vallésien supérieur (Ravin de la Pluie : GERAADS, 1978 ; Tchobroutchi ; PAVLOV, 1913) jusqu'au Turolien supérieur (Ditiko : GERAADS, 1978), et ne présente donc guère d'intérêt biochronologique.

Genre **SAMOTHERIUM** F. Major, 1888

ESPÈCE-TYPE : *Samotherium boissieri* F. Major, 1888

Samotherium major Bohlin, 1926

Samotherium boissieri var. *major* Bohlin, 1926 : 87.
Samotherium majori Senyürek, 1954.
Samotherium boissieri major : GERAADS, 1974, 1978.

TYPE (LECTOTYPE) : Crâne de femelle, n° Sa 29, NHB, Samos (probablement Andrianos). Les crânes de mâles (Sa 30, et MGL n°17) sont moins complets.

GISEMENT-TYPE : Le matériel de Bâle et de Lausanne a été recueilli lors des premières fouilles de F. MAJOR à Stefana, Potamies et surtout Andrianos (SOLOUNIAS, 1981), et c'est sans doute de cette dernière localité que provient le type.

AUTRES GISEMENTS : Taskinpasa, Vathylakkos 3, KTA, KTB, KTC.

DIAGNOSE : *Samotherium* de grande taille, voisine de celle de *S. sinense*, mais os des membres un peu plus petits et métapodes un peu plus courts. Cornes absentes ou très petites chez les femelles, parfois très divergentes chez les mâles. Région faciale longue, orbite située plus en arrière que M^3. DP_3 et P_3 molarisées, diastème court.

MATÉRIEL : Il provient en totalité du niveau supérieur. KTB-1 : crâne femelle sub-complet (pl.I, 1) ; KTA-16 : mandibule avec DP_2-DP_4 ; KTD-54 : mandibule avec DP_3-DP_4 (c'est le seul spécimen de cette espèce qui soit numéroté KTD, mais le sédiment est semblable à celui du niveau supérieur, et il s'agit probablement en fait d'une erreur de marquage) ; KTA-93 : fragment d'humérus ; KTA-102 : extrémité distale d'humérus ; KTA-137 : humérus sans extrémité proximale ; KTB-49 : humérus sans extrémité proximale ; KTA-178 : semi-lunaire ; KTB-55 : pyramidal ; KTB-64 : capitato-trapézoïde ; KTB-61 et 133 : métacarpes ; KTA-91, KTB-46 : extrémités proximales de métacarpes ; KTA-95 et 96 : extrémités distales de métacarpes ; KTB-2 : extrémité proximale de tibia ; KTB-48 et 50 : tibias sans extrémités proximales ; KTB-89 :

extrémité distale de tibia ; KTA-131, 138 et 169, KTB-43, 47, 48b et 88, KTC-2 : astragales ; KTA-135, KTB-44 et 48a : cubo-naviculaires ; KTC-3 : calcaneum incomplet ; KTA-140 : grand cunéiforme ; KTB-45 : tarse complet avec fibula et fragment de tibia ; KTB-132 : tarse ; KTA-173 : extrémité proximale de métatarse ; KTA-134 : métatarse ; KTB-51 : métatarse sans extrémité proximale ; KTB-87 : cubo-naviculaire, grand cunéiforme et extrémité proximale de métatarse ; KTB-86 : extrémité distale de métatarse ; KTB-56 et 62, KTA-172 : phalanges.

DESCRIPTION

Le crâne KTB-1 est bien conservé à l'exception des prémaxillaires et de la crête occipitale. Ses dimensions sont très semblables à celles du type. Comme lui, il est dépourvu de toute trace de cornes, et la partie supérieure de l'orbite est fortement pneumatisée. Les prémaxillaires manquent, mais ne possédaient certainement pas de suture avec les nasaux, dont l'extrémité antérieure, non bifide, est libre sur 60 mm au moins (plus la pointe, absente). Il existait probablement une lacune ethmoïdale, l'os étant absent des deux côtés du crâne dans cette région. La suture du lacrymal avec le maxillaire et le jugal est encore bien visible, celle avec le frontal, en revanche, est devenue indistincte (les dents sont très usées). La présence éventuelle d'un trou lacrymal (souvent absent chez les Giraffidés actuels) n'est pas déterminable. Il est certain en tout cas qu'il n'en existait pas à l'extérieur de l'orbite. Les choanes atteignent le niveau du lobe antérieur de M^3. Le maxillaire est très haut, le bord antérieur de l'orbite nettement postérieur à M^3. Le basi-sphénoïde est parallèle au palais ; en revanche, le basi-occipital est un peu redressé vers le haut et l'avant ; cette disposition est semblable à celle de *Giraffa*. Les tubérosités antérieures du basioccipital sont petites, mais saillantes, le basioccipital est relativement plus petit et plus court que chez *Palaeotragus*. La bulle tympanique est plus gonflée que chez *Giraffa*, mais cette région est très abîmée ; il est impossible, par exemple, de vérifier le contact entre l'apophyse post-tympanique et l'apophyse paroccipitale, caractéristique des Giraffidés.

Les dents sont très usées, et dépourvues de particularités notables. L'indice Pm/M est faible, à la différence de *Palaeotragus* (GERAADS, 1978).

DIMENSIONS : Distance de l'av. du fo. magnum à l'av. de P^2 (plan sagittal) : 435. — Distance de l'av. du fo. magnum à l'arr. de M^3 (plan sagittal) : 240. — Largeur bi-orbitaire maxi. : 260. — Largeur bizygomatique : 2 × 125. — Largeur bi-condylienne : 106. — Distance de l'av. de l'orbite à l'échancrure nasale : 260. — Distance de l'av. de l'orbite à la racine ant. de P^2 : 235. — Longueur des nasaux (jusqu'à l'échancrure nasale) : >170. — Longueur des nasaux (totale, estimée) : 260. — Longueur P^2-M^3 : 210 ; P^2-P^4 : 86 ; M^1-M^3 : 129 ; indice Pm/M : 67.

Les dents inférieures ne sont représentées que par des dents de lait. La DP_3 possède toujours (4 spécimens) un épiconide développé en muraille interne complète (fig. 1).

Dimensions (toutes les dents sont droites).

	DP_2	DP_3	DP_4	
KTA-16	19,2 × 9	25,8 × 13,7	44,2 × 18,5	H 2e lobe : **22**
KT"D"-54	—	26,7 × 13,6	45,5 × 20	H 2e lobe : **21,8**
Sans n°(KTA?)	—	26,7 × 13,6	48,6 × 19,7	H 2e lobe : **22,3**
KTA-141	—	27 × 13,5	—	—

Longueur DP_2 - DP_4 de KTA-16 : 87.

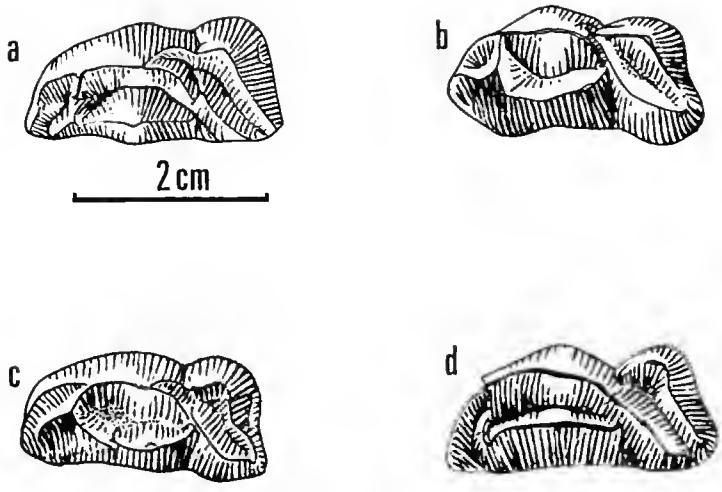


FIG. 1. — *Samotherium major*, DP_3 du niveau supérieur : a, KTA-141 ; b, KTA-16 ; c, sans numéro ; d, KT"D"-54. Dessins D.VISSET.

Samotherium major, *DP_3 from the upper level : a, KTA-141 ; b, KTA-16 ; c, no N° ; d, KT"D"-54. Drawings D. VISSET.*

Tous les os des membres de grande taille de KTA et KTB sont rapportés à *Samotherium major*, sur la base de leurs dimensions (cf. tabl. I à VII) et de leur morphologie, par comparaison avec les Giraffidés de Méditerranée orientale de taille voisine, *Helladotherium* de Pikermi (GERAADS, 1974) ou *Decennatherium* ? *macedoniae* Geraads, 1989, de Pentalophos.

TABLEAU I. — Dimensions comparées des humérus.

	L	DT dist. maxi.	DT dist. artic.	DAP art. dist. maxi.
Samotherium major				
KTA 93	—	—	—	54
KTA 102	—	143	—	—
KTA 137	430?	149,5	—	#54
KTB 49	410?	133	122	52
Samos, NHMW	410	—	116	—
Samotherium ? sp.				
KTD 48	373	128	115	49,5
Samotherium boissieri				
Samos, BMNH	340	—	103	—
Palaeotragus rouenii				
KTA 113	—	—	73	31
KTD 17a	—	88	78	35
PIK 1681, MNHNP	320	—	75	33

Humérus (tabl. I) : La tubérosité deltoïde est latérale, la fosse olécrânienne courte (différences avec *Helladotherium*) ; le condyle interne est beaucoup plus gros que la trochlée latérale (différence

avec *D.? macedoniae*). La face postérieure de l'extrémité distale du spécimen KTD-49 a été rongée, probablement par un porc-épic.

TABLEAU II. — Dimensions comparées des radio-ulnas.

	L	DT prox. maxi.	DT mini.	DT dist. artic.
Samotherium sp.				
KTD 38	—	—	—	88
KTD 44	—	106	—	—
Samotherium boissieri				
Samos, BMNH	448	99	62,5	—
Samotherium major				
Samos, NHMW	525	113	65	—
Samos, NHMW	535	128	78	—
Salonique, MNHNP	565	128	82	113
Palaeotragus rouenii				
KTD 17b	—	79	51	—
KTD 46	453	79,5	48	70
KTD 43	—	—	49	66,5
PIK 1683, MNHNP	495	69	—	63
PIK 1685, MNHNP	457	72	—	64
NHMW	480	74	48+	—

TABLEAU III. — Dimensions des métacarpes.

	L	DT prox.	DT mini.	DT dist.
Samotherium major				
KTA 91	—	88,5	—	—
KTA 95	—	—	—	107
KTA 96	—	—	—	109
KTA 133	408	85	50	#97
KTB 46	—	88	—	—
KTB 61	421	#95	55	#104
Samotherium ? sp.				
KTD 24	364	79	45,5	92,5
KTD 25	372	77	45	
KTD 45	—	84	45,5	89
Palaeotragus rouenii				—
KTA 7	—	56	32,5+	—
KTD 26	405	61	33,5	64
KTD 27	—	52	32	—

Métacarpe (tabl. III et fig. 2) : Comme l'indique le graphique, ces os sont un peu plus longs que ceux de *S. neumayri* de Maragha, plus courts que ceux de *S. sinense*, mais tout à fait semblables à ceux de *S. major* de Samos et de Vathylakkos (collection ARAMBOURG et PIVETEAU, MNHNP). Ils se distinguent nettement aussi de ceux de KTD, et plus encore de ceux de *S. boissieri* du BMNH. Cette dernière espèce a été décrite par F. MAJOR (1888) sur le matériel de Samos conservé au BMNH (avec le crâne BM M 4215 pour type), provenant probablement des niveaux inférieurs (Vrysoula en particulier : SOLOUNIAS, 1981) ; il est en tout cas homogène, et l'appartenance à une même espèce des crânes, séries dentaires et os des membres, conservés à Londres, ne fait pas de doute. En revanche,

ce que BOHLIN (1926) a appelé *S. boissieri major* n'est pas représenté dans les collections du BMNH, mais un *Samotherium* de grande taille, qui provient donc selon toute vraisemblance de localités différentes de Samos, probablement situées plus haut dans la série stratigraphique, est représenté dans diverses autres collections de Samos : NHMW, PIM, ainsi qu'à Taskinpasa et Vathylakkos ("Vatilük" d'ARAMBOURG et PIVETEAU, 1929 ; VAT 3 *in* GERAADS, 1978). L'absence totale de chevauchement dans les mesures des os des membres (cf. aussi ci-dessous) ainsi que la position différente des orbites (BOHLIN, 1926 : 89) montrent qu'il s'agit bien de deux espèces distinctes, qui ne coexistent

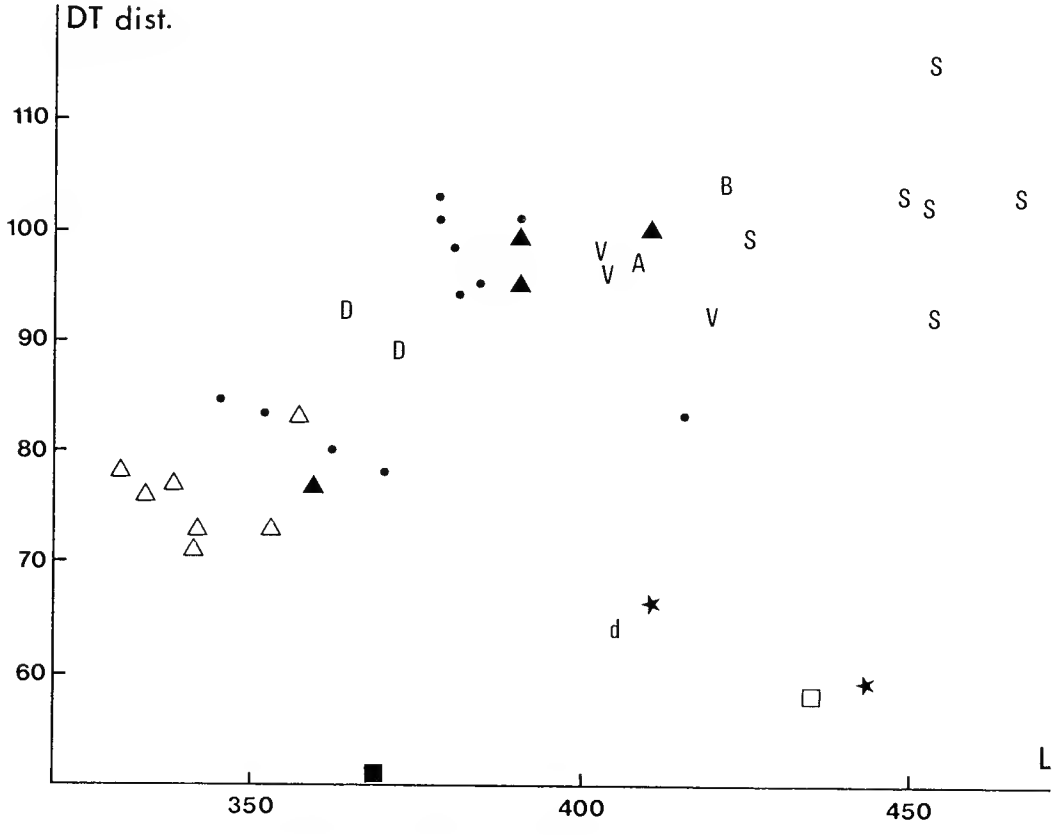


FIG. 2. — Relations entre la longueur du métacarpe et sa DT distale (mesures en mm).

A et B : *Samotherium major*, KTA et KTB. D : *Samotherium* ? sp., KTD. V : *S. major*, "Vatilük", MNHN. S : *S. sinense* (in BOHLIN, 1926). Points : Maragha, MNHN et NHMW. Triangles : *S. boissieri* et *S. major*, Samos. Triangles vides : BMNH. Triangles pleins : autres collections. d : *Palaeotragus rouenii*, KTD. Carré vide : *P. rouenii*, PIK. Etoiles : *P. rouenii*, Tchimichlia (GODINA, 1979). Carré plein : *P. microdon* (in BOHLIN, 1926).

Plot of metacarpal length vs metacarpal distal width (measurements in mm).

A and B : Samotherium major, *KTA and KTB. D* : Samotherium *? sp., KTD. V* : S. major, *"Vatilük", MNHN. S* : S. sinense *(in BOHLIN, 1926). Dots : Maragha, MNHN and NHMW. Triangles* : S. boissieri *and* S. major, *Samos. Open triangles : BMNH. Filled triangles : other collections. d* : Palaeotragus rouenii, *KTD. Open square* : P. rouenii, *PIK. Stars* : P. rouenii, *Tchimichlia (GODINA, 1979). Filled square* : P. microdon *(in BOHLIN, 1926).*

jamais, *S. boissieri* étant sans doute voisin de l'ancêtre de *S. major*, qui ne possède que des caractères dérivés par rapport au précédent.

TABLEAU IV. — Dimensions comparées des tibias.

	L	DT mini.	DT art. dist.
Samotherium major			
KTB 48	510?	73	90
KTB 50	550?	70	94
KTB 89	—	—	#85
Samos, NHMW	550	78	—
Samos, NHMW	530	68	—
Samos, NHMW	520	60	—

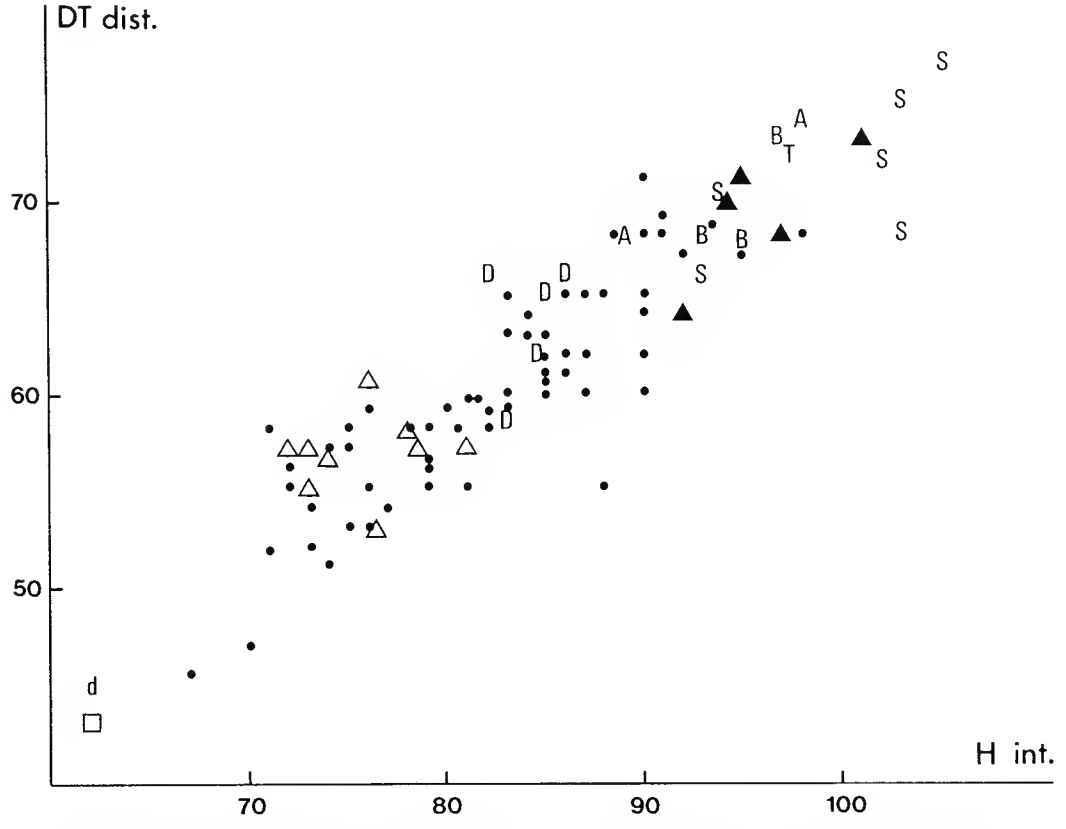


FIG. 3. — Relations entre la hauteur interne de l'astragale et sa DT distale. Figurés comme sur la figure 1, plus T : *Samotherium major*, Taskinpasa (in SENYÜREK, 1954).

Plot of internal height vs distal width of talus. Symbols as for figure 1, plus T : Samotherium major, *Taskinpasa (in SENYÜREK, 1954).*

Tibia (tabl. IV) : Aucun des spécimens n'est complet, mais la longueur de cet os peut néanmoins être estimée. A l'extrémité distale, la partie antérieure de la surface fibulaire est réduite, à la différence de *Helladotherium* et de *S. sinense*.

Astragale (fig. 3) : Contrairement à celui de *Helladotherium*, toute la face extérieure de l'os est concave, et la trace du tenon interne du cubo-naviculaire, sur la face plantaire, n'est qu'à peine indiquée.

Les dimensions d'une centaine d'astragales appartenant aux genres *Palaeotragus* et *Samotherium*, de divers gisements de Méditerranée orientale et de Chine sont représentées figure 3. Ce graphique comporte en particulier la totalité des mesures que j'ai pu effectuer sur les Giraffidés de Samos (BMNH, NHMW) et de Maragha (MNHNP, NHMW). Le matériel rapporté par BOHLIN (1926) à *S. sinense* forme un ensemble homogène. En revanche, le matériel de Samos se décompose de toute évidence en deux groupes : celui des pièces de Londres, de petite taille, et celui des pièces de Vienne, plus grandes, dont on peut rapprocher le matériel de Taskinpasa (SENYÜREK, 1954), de KTA et de KTB. L'astragale montre donc tout aussi clairement que les métapodes la distinction entre *S. boissieri* et *S. major*.

Calcaneum (tabl. V) : Cet os n'est représenté que par des spécimens incomplets. Le tuber calcanei est peu asymétrique, à la différence de *S.sinense* (BOHLIN, 1926, fig.122).

TABLEAU V. — Dimensions comparées des calcanéums.
(KTD 31 et KTD 37 sont deux calcanéums gauches.)

	L	H maxi.	DT maxi.
Samotherium major			
KTC 3	200	89	—
KTB 45a	215	100	—
Samotherium ? sp.			
KTD 31	170?	—	59
KTD 37	170?	—	59,5

Cubo-naviculaire (tabl. VI) : Il n'existe qu'une surface métatarsienne, comme c'est généralement le cas chez *Samotherium*. A la différence de *S. sinense*, en revanche, l'apophyse plantaire distale n'entre pas en contact avec le métatarse (KTB-87). Les cunéiformes ne sont jamais réunis entre eux, ni au cubo-naviculaire.

TABLEAU VI. — Dimensions des cubo-naviculaires

	DT art.	DAP maxi.
Samotherium major		
KTA 132b	95	92
KTB 44	—	90
KTB 48a	87,5	90
KTB 87a	83+	91
Samotherium ? sp.		
KTD 18a	83	85
KTD 33	89	83
KTD 41	—	87

Métatarse (tabl.VII et fig. 4) : En arrière de la surface articulaire latérale, sous la surface proximale, une tubérosité allongée pourrait représenter un MtV vestigial, parfaitement soudé au MtIII-IV ; le sillon du muscle long péronier est parfois comblé par l'extension en arrière de la facette

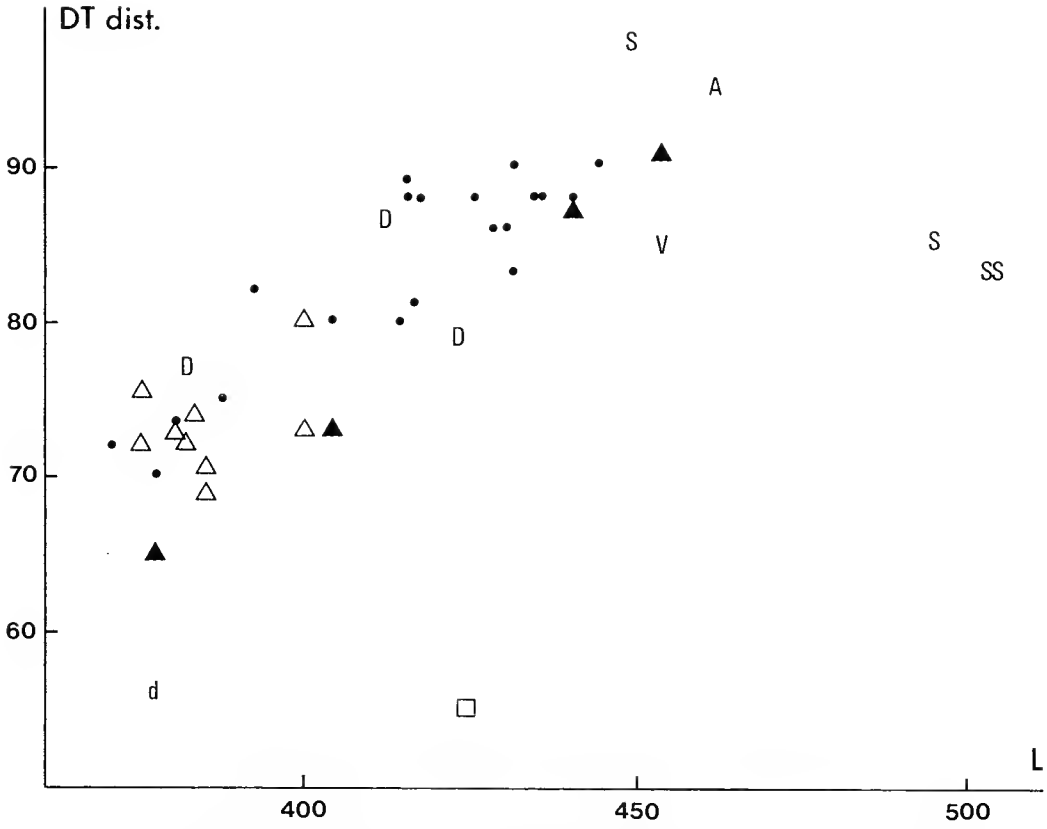


FIG. 4. — Relations entre la longueur du métatarse et sa DT distale. Figurés comme sur les figures 1 et 2.
Plot of length vs distal width of métatarsal. Symbols as for figures 1 and 2.

TABLEAU VII. — Dimensions des métatarses

	L	DT prox.	DT mini.	DT dist.
Samotherium major				
KTB 86	—	—	—	98
KTB 87	—	70	—	—
KTA 134	462	81	53	95
Samotherium ? sp.				
KTD 18d	412	74	47,5	86,5
KTD 21	423	69	41	79
KTD 22	382	64	38,5	77
KTD 28	—	—	—	85
Palaeotragus rouenii				
KTD 23	377	48,5	30	56

pour le cubo-naviculaire. La figure 4 montre qu'on retrouve à Samos la même distinction entre *S. boissieri* et *S. major* que pour le métacarpe. Le seul os complet de KTA s'accorde bien avec la seconde espèce.

CONCLUSION

Il ne fait pas de doute que le matériel du niveau supérieur de Kemiklitepe appartient au même taxon que le *Samotherium* de Samos (Andrianos ?), Vathylakkos 3 et Taskinpasa, auquel est ici reconnu le rang spécifique qui lui avait été accordé par SENYÜREK (1954).

Samotherium ? sp.

MATÉRIEL : La totalité du matériel provient du niveau inférieur (KTD). KTD-55 : DP^4 ; KTD-51 : mandibule avec DP_2-DP_4 (pl. I, 2) ; KTD-65 : mandibule avec DP_2-DP_4 ; KTD-48 : humérus presque complet ; KTD-44 : extrémité proximale de radius ; KTD-38 : épiphyse distale de radius ; KTD-45 : métacarpien proximal ; KTD-24 et 25 : métacarpiens ; KTD-29 : phalange I (antérieure ?) ; KTD-42 : fragment d'extrémité distale de tibia ; KTD-31 et 37 : calcanéums incomplets ; KTD-19, 20, 32, 34, 35, 40 : astragales ; KTD-33 : cubo-naviculaire ; KTD-41 : fragment de cubo-naviculaire ; KTD-36 : cunéiforme externe ; KTD-18abcd : cubo-naviculaire, cunéiformes et métatarse ; KTD-21 et 22 : métatarses.

A l'exception d'un fragment de mandibule dont la provenance est douteuse, le niveau inférieur n'a livré aucune pièce qui puisse être rapportée à *Samotherium major*. Tous les restes de Giraffidés plus grands que *P. rouenii* forment un ensemble homogène, dont les dimensions et les proportions sont intermédiaires entre *S. boissieri* et *S. major* (cf. tabl. I à VII et fig. 2 à 4).

DESCRIPTION

Contrairement à celles du niveau supérieur, la DP_3 n'est pas molarisée, l'épiconide étant absent ou extrêmement réduit sur les deux spécimens, tous deux droits.

L'humérus KTD-48 est plus petit mais par ailleurs peu différent de ceux du niveau supérieur, le condyle interne étant seulement un peu moins cylindrique.

Le bord antérieur de l'articulation proximale du radius est presque rectiligne, comme chez *S. neumayri* de Maragha, et à la différence de *S. sinense*. A l'extrémité distale, comme chez *S. neumayri* et *S. sinense*, la coulisse médiale pour l'extenseur du métacarpe est limitée latéralement par une forte crête.

Les métacarpiens sont beaucoup moins robustes que ceux du niveau supérieur, mais comme chez ceux-ci, les surfaces articulaires proximales sont bien décalées, et la crête les séparant se termine sur le bord latéral de la fosse synoviale. Les trochlées distales sont élargies, et la phalange KTD-29, qui s'y adapte très bien, est courte et large, comme chez *Samotherium*.

Les astragales sont plus petits mais par ailleurs très semblables à ceux du niveau supérieur : la face latérale est concave, et la face plantaire est dépourvue de dépression pour le tenon interne du cubo-naviculaire.

Ce dernier os est représenté par deux spécimens entiers, qui ne possèdent qu'une seule surface métatarsienne. Sur la face externe de l'un d'eux, le tendon du muscle long péronier latéral a laissé un sillon étroit mais bien net, tandis que sur l'autre cette trace est diffuse, et ce sillon est presque

totalement comblé sur la face distale : le long péronier latéral ne devait plus avoir qu'une importance réduite (cf. BOHLIN, 1926 : 172) ; on retrouve donc la même variabilité qu'à KTA-KTB. Le cunéiforme externe (2 ex.) est libre.

Sur le métatarse (3 ex. entiers), la face proximale ne porte que trois facettes articulaires. Sur le bord latéral de la face plantaire, la tubérosité présente chez *S. major*, interprétée plus haut comme un MtV, n'existe pas ; elle est remplacée par une dépression allongée dans laquelle, juste sous la face proximale, on observe une petite facette diarthrodiale, de toute évidence pour un MtV qui devait être libre. Du fait de cette différence, la surface pour le cubo-naviculaire apparaît tronquée postéro-latéralement. Ces mêmes caractères se retrouvent chez *S. sinense* (BOHLIN, 1926, fig.127).

CONCLUSION

Quoique l'absence de crâne et la rareté des dents interdisent de rattacher formellement à *Samotherium* le grand Giraffidé de KTD, les similitudes morphologiques sont suffisantes pour que cette attribution soit retenue comme la plus probable. Sa taille, sa DP_3 non molarisée, l'absence de fusion du MtV avec le MtIII-IV, sont des caractères primitifs par rapport à celui du niveau supérieur, mais l'articulation cubo-métatarsienne semble en revanche plus évoluée.

CONCLUSIONS

Les Giraffidés de Kemiklitepe sont donc les suivants :

Niveau supérieur (KTA, KTB, KTC) :

— *Samotherium major* Bohlin
— *Palaeotragus rouenii* Gaudry

Niveau inférieur (KTD) :

— *Samotherium* ? sp.
— *Palaeotragus rouenii* Gaudry

On peut les comparer à ceux des gisements voisins de Méditerranée orientale.

A Pikermi, les Giraffidés sont *Bohlinia attica*, *Palaeotragus rouenii* et *Helladotherium duvernoyi*. En Macédoine grecque (DE BONIS *et al.*, 1988, 1991, 1992), *S. major* n'a été retrouvé qu'à Vathylakkos 3, tandis que *P. rouenii* existe dans des gisements plus ancien (Ravin de la Pluie) et plus récents (Ditiko), ce qui confirme que cette espèce n'a qu'une faible valeur biochronologique.

A Maragha, outre *Helladotherium*, deux espèces de *Palaeotragus-Samotherium* sont présentes d'après la dentition, et le domaine de variation des dimensions des os des membres (fig. 2-4) recouvre nécessairement plus d'une espèce. Remarquons cependant que, malgré l'importance de l'échantillon, seuls les plus grands spécimens atteignent la taille des petits *S. major*. Les dimensions de l'espèce la plus abondante (*S. neumayri*) correspondent à celles du Giraffidé de KTD, mais la taille seule n'est pas un critère suffisant pour une assimilation spécifique. Les os les plus petits, enfin, se superposent bien à *S. boissieri*, mais les dents qui doivent leur correspondre (*Palaeotragus coelophrys*) sont plus petites, ce qui illustre bien les difficultés de distinction des deux "genres". La rareté des restes crâniens, et les incertitudes qui subsistent sur la chronologie des gisements de Maragha ne permettent malheureusement pas de pousser bien loin les comparaisons.

En Turquie, de nombreuses espèces ont été citées par SICKENBERG *et al.* (1975) sans aucune indication quant au matériel sur lequel reposent les déterminations. A Balçiklidere, CRUSAFONT (1957) a signalé *Samotherium boissieri major* et *Helladotherium* cf. *duvernoyi* sur la base du matériel conservé au Musée Guimet de Lyon, qui ne comporte que des os des membres (M. PHILIPPE, *comm. pers.*).

A Samos, à moins de 200 km de Kemiklitepe, les deux espèces de *Samotherium*, *S. boissieri* et *S. major*, proviennent sans aucun doute de gisements différents (au moins la très grande majorité des spécimens). Comme il est probable que *S. boissieri* provient des niveaux les plus anciens, il est tentant d'y imaginer, comme à Kemiklitepe, l'évolution d'une espèce à l'autre, marquée par une augmentation de taille et le recul de l'orbite, dû à une allométrie cranio-faciale. Comme, à Kemiklitepe, cette évolution s'accompagne d'un assez net changement faunique, on peut présumer qu'elle recouvre un laps de temps appréciable, peut-être l'équivalent d'une biozone mammalienne.

Remerciements

Les fouilles à Kemiklitepe se sont déroulées dans le cadre de la coopération entre l'Université Paris VI et l'Université d'Istambul. J'ai aussi bénéficié du soutien de la chaire de Paléoanthropologie et Préhistoire du Collège de France (Prof. Y. COPPENS), qui a financé les missions en relation avec ce travail. Je remercie aussi, pour leurs commentaires sur le manuscrit, H. THOMAS, ainsi que A.W. GENTRY, qui m'a également permis d'accéder aux collections du British Museum (Natural History).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ARAMBOURG, C., et J. PIVETEAU, 1929. — Les Vertébrés du Pontien de Salonique. *Ann. Paleont.*, **18** : 1-82.

BOHLIN, B., 1926. — Die Familie Giraffidae. *Palaeont. sin.*, ser. C, **4** (1) : 1-178.

BONIS, L. DE, G. BOUVRAIN et G. KOUFOS, 1988. — Late Miocene Mammal localities of the lower Axios valley (Macedonia, Greece) and their stratigraphic significance. *Mod. Geol.*, **13** : 141-147.

BONIS, L. DE, G. BOUVRAIN, D. GERAADS et G. KOUFOS, 1991. — Composition and species diversity in late Miocene faunal asemblages of northern Greece. *Bull. geol. Soc. Greece*, **25** (2) : 395-404.

BONIS, L. DE, G. BOUVRAIN, D. GERAADS et G. KOUFOS, 1992. — Diversity and paleoecology of Greek late Miocene mammalian faunas. *Paleogeogr., Paleoclim., Paleoecol.*, **91** : 99-121.

CRUSAFONT-PAIRÓ, M., 1957. — Los Jiráfidos fósiles de Esme (Anatolia). Nota preliminar. *Curs. Conf. Instit. "Lucas Mallada"*, 1957 : 81-82.

GAUDRY, A., 1862-67. — Animaux fosiles et Géologie de l'Attique. 2 vol., Paris, Savy ed.

GERAADS, D., 1974. - Les Giraffidés du Miocène supérieur de la région de Thessalonique (Grèce). Thèse 3ème cycle, Univ. Paris (inédit).

— 1978.— Les Palaeotraginae (Giraffidae, Mammalia) du Miocène supérieur de la région de Thessalonique (Grèce). *Géologie Méditerr.*, **5** (2) : 269-276.

— 1986. — Remarques sur la systématique et la phylogénie des Giraffidae (Artiodactyla, Mammalia). *Géobios*, **19** (4) : 465-477.

— 1989. — Un nouveau Giraffidé du Miocène supérieur de Macédoine (Grèce). *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 4e sér., C, **11**(4) : 189-199.

— 1991. — Derived features of Giraffid ossicones. *J. Mamm.*, **72** (1) : 213-214.

GODINA, A. IA. — [Histoire des girafes fossiles du genre *Palaeotragus*]. *Trudy. Paleont. Inst.*, Akad. Nauk SSSR, **177** : 1-114 (en russe).

MAJOR, C. J. FORSYTH, 1888. — Sur un gisement d'ossements fossiles dans l'île de Samos, contemporain de l'âge de Pikermi. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **107** : 1178-1182.

OZANSOY, F., 1965. — Étude des gisements continentaux et des Mammifères du Cénozoïque de Turquie. *Mém. Soc. Géol. Fr.*, N.S., **44** (1) : 1-92.

PAVLOV, M., 1913. — Mammifères tertiaires de la nouvelle Russie. *N. Mém. Soc. Imp. Natur. Moscou*, **17** (3) : 1-67.

SENYÜREK, M. S., 1954. — A study of the remains of *Samotherium* found at Taskinpasa. *Rev. Fac. Lang. Hist. Geog. Univ. Ankara*, **12** (1-2) : 1-32.

SICKENBERG, O., 1975. — Die Gliederung des höheren Jungtertiärs und Altquartärs in der Turkei nach Vertebraten und ihre Bedeutung für die internationale Neogen-Stratigraphie. *Geol. Jb.*, B, **15** : 1-167.

SOLOUNIAS, N., 1981. — The Turolian Fauna from the island of Samos, Greece. *Contrib. Vertebr. Evol.*, **6** : 1-232.

PLANCHE I

1 — *Samotherium major*, KTB-1, crâne femelle : 1a, vue latérale ; 1b, vue supérieure ; 1c, vue inférieure. Échelle = 20 cm.

2 — *Samotherium* ? sp., KTD-51, série dentaire avec DP_2-DP_4 incomplète, vue occlusale. Échelle = 6 cm.

3 — *Palaeotragus rouenii*, KTD-1, arrière-crâne, vue latérale. Échelle = 12 cm.

4 — *Palaeotragus rouenii*, KTD-49, série dentaire P^3-M^3. Échelle = 6 cm.

1. Samotherium major, *KTB-1, female skull : 1a, lateral view ; 1b, upper view ; 1c, basal view. Scale = 20 cm.* — *2.* Samotherium *? sp., KTD-51, tooth-row with* DP_2, DP_3 *and part of* DP_4, *occlusal view. Scale = 6 cm.* — *3.* Palaeotragus rouenii, *KTD-1, posterior part of a skull, lateral view. Scale = 12 cm.* — *4.* Palaeotragus rouenii, *KTD-49, tooth-row* P^3-M^3. *Scale = 6 cm.*

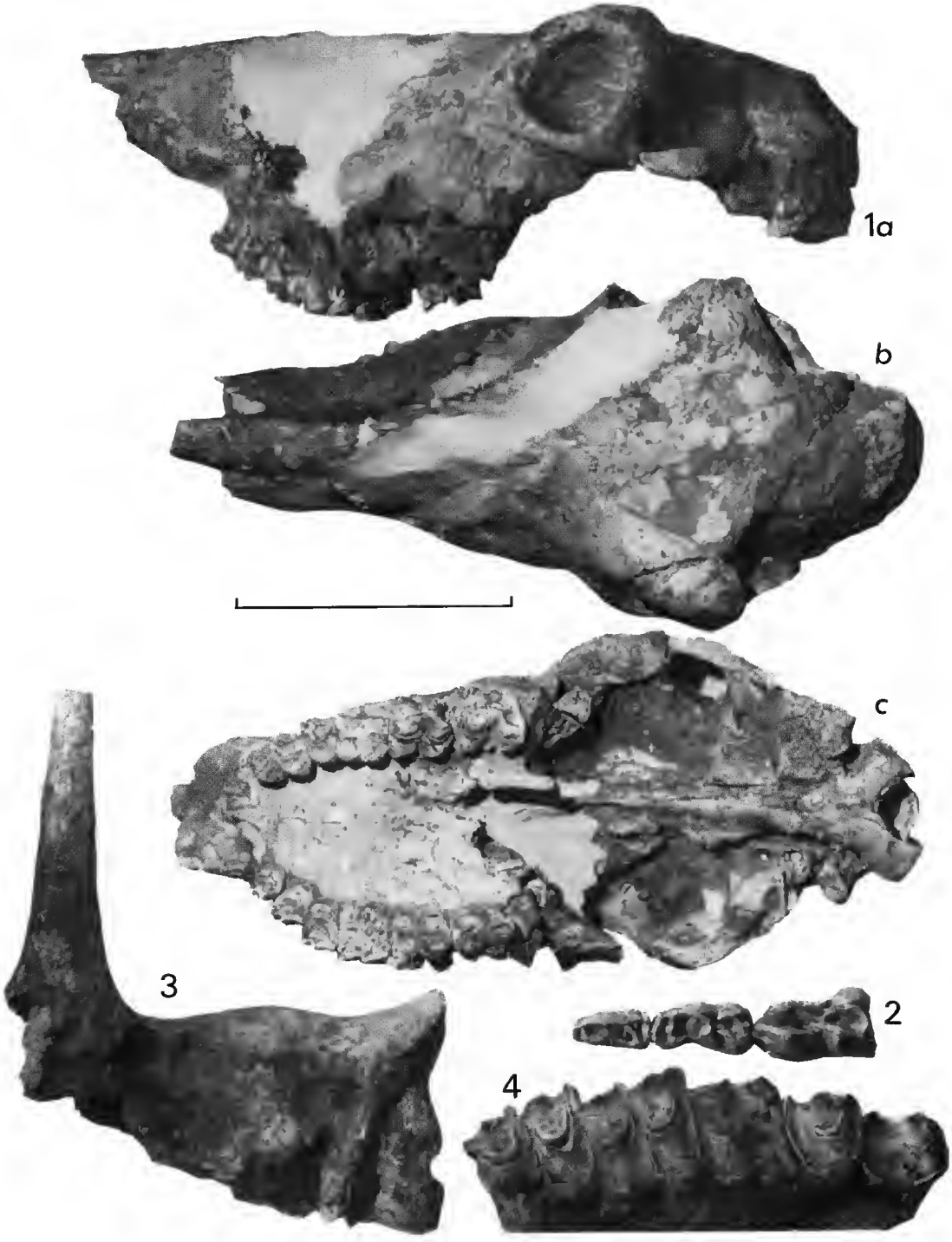


PLANCHE I

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994,
section C, n° 1 : 175-209.

Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie : 9. Bovidae

par Geneviève BOUVRAIN

Résumé. — Les Bovidae permettent de distinguer clairement les deux niveaux fossilifères de Kemiklitepe. Le niveau inférieur (KTD) a livré de nombreux restes de *Criotherium* et des formes proches de celles des niveaux anciens de Samos. Il présente aussi des points communs avec des gisements turcs attribués au Turolien inférieur. Le niveau supérieur (KTA-B), moins riche en Bovidae, contient un *Protoryx* de grande taille semblable à ceux rencontrés dans les niveaux plus élevés du Turolien.

Mots-clés. — Bovidae, Miocène supérieur, Kemiklitepe, Turquie.

Abstract. — The bovids allow to recognise clearly the two fossiliferous levels of Kemiklitepe. The lower one (KTD) has yeldied several remains of *Criotherium* and some species similar to those of the earlier levels of Samos. It shares also some species with Turkish localities dated of Early Turolian. The upper level (KTA-B) is less rich for the bovids than the lower one. It has yeldied a species of large *Protoryx* similar to those which have been recovered in later levels of the Turolian.

Key words. — Bovidae, Late Miocene, Kemiklitepe, Turkey.

G. BOUVRAIN, *Université P. et M. Curie, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie Humaine, 75252 PARIS cedex 05.*

INTRODUCTION

Situés à environ 200 km à l'est d'Izmir (Turquie), les gisements du Miocène supérieur de Kemiklitepe (parfois désigné sous le nom de Balçikli Dere) ont été signalés pour la première fois par YALÇINLAR (1946). Si plusieurs listes fauniques en ont été données (OZANSOY, 1961 ; 1969 ; CRUSAFONT, 1957 ; BECKEN PLATEN *et al.*, 1975), aucun des fossiles de ce site n'avait encore été décrit à l'exception de quelques dents d'*Hipparion* (TUNA, 1985). Des fouilles conduites en 1989 et 1990 ont permis de récolter un riche matériel de vertébrés fossiles et d'établir l'existence de deux niveaux fossilifères distincts (SEN *et al.*, ce vol.). Le niveau inférieur a été désigné sous le nom de Kemiklitepe couche D (KTD) et le supérieur sous celui de Kemiklitepe A ou B (KTA et KTB). Nous examinerons les Bovidae de ces gisements en commençant par le niveau inférieur.

I — LES BOVIDAE DU NIVEAU D (KTD)

Le niveau D de Kemiklitepe a livré une centaine de restes appartenant à des Bovidés dont un crâne, plusieurs massacres et des chevilles isolées. Ces restes prouvent la présence d'au moins quatre genres de Bovidés dans ce niveau.

CRIOTHERIUM

Le Bovidé le plus abondant (NMI=9) appartient au genre *Criotherium*. Ce genre ne comprend qu'une seule espèce, *Criotherium argalioides*, et n'était connu jusqu'à présent qu'à Samos.

SCHLOSSER (1904), PILGRIM et HOPWOOD (1928) puis BOHLIN (1935) ont donné des descriptions très complètes de la structure du crâne ainsi que des dentitions. SCHLOSSER puis BOHLIN placent *Criotherium* parmi les Ovibovinae, opinion suivie par GENTRY (1970) qui précise que *Criotherium* fait partie d'un groupe d'Ovibovinae plus primitif que celui qui comprend *Urmiatherium*, *Plesiaddax* et *Parurmiatherium*.

DESCRIPTION DU MATÉRIEL

1. Restes crâniens

LISTE DU MATÉRIEL : KTD 197 crâne adulte, KTD 199 crâne adulte écrasé.

Les caractères crâniens de *Criotherium* étant déjà bien connus, nous n'en donnerons qu'une description rapide, basée principalement sur le crâne KTD 197 (pl. I, 1). Il s'agit d'un crâne adulte, âgé et de grande taille, comparable à celle d'un boselaphe actuel. Il est dépourvu des prémaxillaires ainsi que de la partie antérieure du maxillaire gauche en avant de M^3. Les frontaux droit et gauche ont été enfoncés au niveau des sinus sus-orbitaires.

La face est haute et assez allongée : l'arrière de M^3 est situé légèrement en avant du bord antérieur de l'orbite. Le trou infra-orbitaire s'ouvre au-dessus de P^2. La crête maxillaire est très forte. La partie faciale du jugal est bilobée et assez peu développée. Il ne semble pas y avoir de fissure ethmoïdale et le frontal a un contact avec le maxillaire. Il n'y a pas de véritable fosse lacrymale mais une dépression vaste et à peine indiquée. Les nasaux sont très larges dans leur partie postérieure et courts. Ils présentent une suture en U avec le frontal. Le frontal est long, très fortement pneumatisé et montre des rugosités en arrière de la suture fronto-nasale. La suture interfrontale est ouverte et surélevée. Les trous supra-orbitaires sont très petits. Les chevilles sont très postérieures, courtes, fortement spiralées dans le sens normal, bien séparées sur le frontal ; elles possèdent une très forte carène latérale, accompagnée sur la partie antéro-basale de la cheville de nombreux sillons et petites crêtes. Il n'y a ni pivot ni sinus.

Le pariétal est très réduit et situé dans le plan de l'occipital. Les condyles occipitaux sont forts mais très peu saillants. Les apophyses paroccipitales très robustes montrent à leur base deux larges facettes articulaires pour l'atlas. Le basioccipital est constitué de deux forts bourrelets séparés par une gouttière profonde ; il n'atteint pas vers l'avant le niveau des foramens ovales. Les bulles auditives sont grandes et aplaties médio-latéralement. Le foramen ovale, petit, s'ouvre latéralement. Les ailes ptérygoïdiennes sont très fortes : les choanes ont une ouverture postérieure.

2. Dentures (fig. 1)

LISTE DU MATÉRIEL : KTD 103 :D_2-M_1 g, KTD 124 : D_4 g, KTD 125 : P_3 M_3 d, KTD 139 : M_1-M_3 g, KTD 144 : P_4 g, KTD 145 : M^3 g, KTD 146 : M^3 d, KTD 147 : M^3 d, KTD 153 : D_2 -M_1 g, KTD 158 : M_2-M_3 g, KTD 159 : P_2 -P_4 g, KTD 175 : P^3-M^3 d et P^2 M^3 g, KTD 177 : P_2 -M_3 g, KTD 180 : P_2 P_4 g, KTD 184 : P_2-M_2 g, KTD 185 : P_2 -M_3 d, KTD 189 : P^2 -M^2 g, KTD 191 : D_4-M_1 g, KTD 196 : P_3-M_3 d et P_2 -M_2 g.

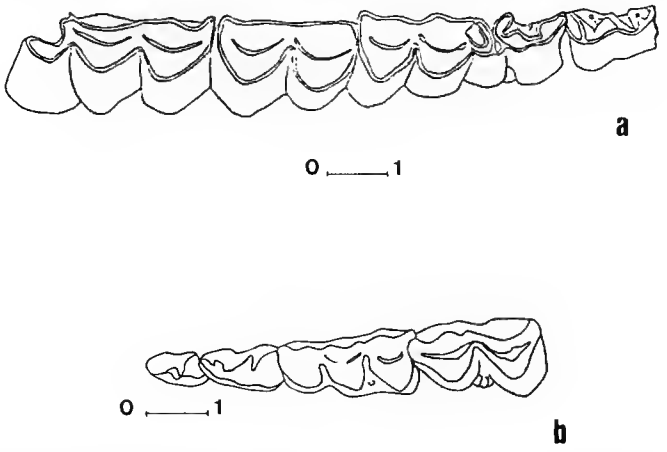


FIG.1. — *Criotherium argalioides.* : a, KTD 125 P_3-M_3 d, vue occlusale ; b, KTD 153 D_2-M_1 g, vue occlusale.

Criotherium argalioides *: a, KTD 125, r. P_3-M_3, occlusal view ; b, KTD 153, l. D_2-M_1, occlusal view.*

La rangée des prémolaires est courte par rapport à celle des molaires. Les prémolaires supérieures sont très arrondies sur leur face linguale. La quatrième prémolaire inférieure montre un paraconide et un parastylide distincts uniquement dans la partie supérieure de la couronne ; son métaconide est petit et dirigé vers l'avant. Les molaires ont un émail ridulé avec des traces de cément. Elles ne possèdent pas de colonnette interlobaire à l'exception de la première molaire inférieure. Sur M^3 le métastylide est très développé, formant un prolongement à la dent. Toutes les molaires supérieures, à un certain degré d'usure, possèdent un îlot central. La face linguale des molaires inférieures est plate ; le troisième lobe de M_3 est formé d'un seul tubercule ; l'entostylide est très fort (pl. I, 2).

Le corps de la mandibule est haut sous les molaires. La barre et la symphyse sont courtes.

3. Squelette post-crânien

LISTE DU MATÉRIEL : KTD 109 métacarpien, KTD 198 métatarsien, KTD 187 atlas.

L'atlas est tout à fait caractéristique d'un atlas d'Ovibovinae : arc ventral très épaissi avec des facettes accessoires supplémentaires pour le basioccipital et la base des apophyses paroccipitales, trou vertébral rétréci.

Le métatarsien est court et trapu (pl. I, 3). Sa longueur est de 22,5 cm, alors que SCHLOSSER attribuait à *Criotherium* un métatarsien de Samos d'une longueur de 38,5 cm ; il est très vraisemblable qu'il s'agit d'une erreur de détermination.

Le métacarpien est malheureusement dépourvu de sa partie la plus distale ; on peut toutefois noter sa faible longueur et sa robustesse.

D'autres os du squelette postcrânien pourraient être attribués à *Criotherium* (uniquement sur le critère de leur grande taille) : une extrémité distale d'humérus (KTD 154), une extrémité proximale de radius (KTD 155), une extrémité distale de tibia (KTD 156) et un calcanéum (KTD 168).

COMPARAISONS

Tant par ses caractères anatomiques que par ses mensurations le *Criotherium* de KTD est très proche de celui de Samos et peut facilement être placé dans la même espèce : *C. argalioides*.

Les autres Ovibovinae découverts en Turquie ont été attribués au genre *Plesiaddax* : *P. inundatus* de Garkin et *P. simplex* de Kayadibi. La première de ces deux espèces, connue par plusieurs crânes ou fragments de crânes a été décrite par BOSSCHA ERDBRINK (1978). D'une taille générale très proche de celle de *Criotherium*, elle semble cependant avoir une face occipitale plus haute et plus étroite, ainsi que des prémolaires plus réduites. De plus les chevilles auraient une torsion de sens inverse alors que celles de *Criotherium* ont une torsion de sens normal. La deuxième espèce, *P. simplex*, n'est connue que par du matériel beaucoup moins riche. D'après KÖHLER (1987), il s'agirait d'une forme voisine de *P. inundatus* mais plus primitive.

Ainsi la présence de *Criotherium argalioides* à KTD étend l'aire de répartition de ce genre et est un argument pour rapprocher la faune de KTD de celle de Samos.

? PALAEOREAS

Parmi les restes de Bovidae de KTD se trouvent plusieurs massacres et chevilles torsadées. Ces pièces présentent d'importantes différences de taille et des différences plus minimes de forme. Ceci peut être interprété soit comme traduisant la présence de deux taxons, soit comme lié aux variations sexuelles et de croissance. Nous avons choisi cette dernière hypothèse comme étant la plus simple, et attribué toutes ces chevilles à ?*Palaeoreas*.

DESCRIPTION DU MATÉRIEL DE KTD

1. Chevilles et massacres

LISTE DU MATÉRIEL : KTD 101 massacre mâle (?) [DAP : 45,7 ; DT : 33,5] ; KTD 102 massacre femelle (?) [DAP : 36,9 ; DT : 28,6] ; KTD 120 cheville droite femelle (?) [DAP : 33,5 ; DT : 28,2] ; KTD 122 cheville droite jeune [DAP : 28 ; DT : 20] ; KTD 123 cheville droite femelle (?) [DT : 28,4] ; KTD 161 massacre jeune [DAP : 33,5 ; DT : 25,9] ; KTD 169 fragment de cheville droite ; KTD 170 cheville gauche jeune [DAP : 27 ; DT : 20].

Toutes ces chevilles sont torsadées, plus d'un tour de spire, et possèdent une carène antérieure de développement variable. Elles sont divergentes dès la base, assez fortement inclinées vers l'arrière et insérées au-dessus de la partie postérieure des orbites. Le frontal est très épais entre les chevilles mais dépourvu de sinus ; il est un peu plus haut que le niveau des bords orbitaires. Les trous supra-orbitaires s'ouvrent dans de vastes dépressions du frontal et sont grands. Les fosses postcornuales sont bien délimitées et profondes.

Le massacre KTD 101 (pl. II, 1) que nous attribuons à un mâle adulte est d'une taille très supérieure à celle des autres. La suture interfrontale est ouverte ainsi que la suture fronto-pariétale.

L'épaisseur du frontal au niveau de la suture interfrontale est de 1,9 cm. La suture fronto-pariétale passe par la base de la cheville ; le frontal est donc très peu développé vers l'arrière. Les trous supra-orbitaires s'ouvrent dans de vastes dépressions du frontal qui se rejoignent presque sur la ligne médiane. Le pivot des chevilles est très bas. La fosse postcornuale est très profonde ; elle s'enfonce sous la base de la cheville. Les chevilles ont une carène antérieure très forte ; cette carène débute au milieu de la face médiale de la cheville, elle est mousse et très large sur toute la partie conservée de la cheville (environ la moitié de la hauteur totale), elle est formée d'une série de petits sillons et petites crêtes parallèles, irréguliers et percés de nombreux foramens. Cette structure évoque une zone de croissance.

Le massacre et les chevilles isolées que nous attribuons à des femelles adultes diffèrent, en dehors d'une taille inférieure, du massacre mâle décrit ci-dessus par un développement plus faible de la carène antérieure, mousse à la base de la cheville mais devenant rapidement aiguë, et par une divergence moins forte des chevilles. La suture interfrontale est soudée sur le massacre KTD 102 (pl. II, 3). Le frontal est moins épais au niveau de cette suture que sur le mâle : 1,1cm.

Le massacre et les deux chevilles de jeunes ont un frontal moins épais et des chevilles à surface très poreuse. Le massacre, mieux conservé que les chevilles isolées, montre que la carène antérieure était mousse sur le quart inférieur de la cheville puis devenait plus aiguë (pl. II, 2).

2. Dentures

LISTE DU MATÉRIEL : KTD 106 : P^2-M^3 d ; KTD 107 : P^4-M^3 g ; KTD 162 : P^2-M^3 d ; KTD 104 : P_2-M_3 ; KTD 119 : P_4-M_1 d ; KTD 140 : M_3 d ; KTD 174 : P_2-M_3 g ; KTD 178 : P_3-M_3 d ; KTD 194 : P_3-P_4 g.

Aucune denture n'étant associée à ces chevilles, nous nous sommes basée sur la taille pour attribuer les pièces dentaires à cette antilope.

Les prémolaires supérieures sont longues, les deux premières ont une face linguale peu renflée ; les molaires supérieures ont des colonnettes interlobaires, des piliers et des styles forts. Le trou infra-orbitaire s'ouvre au-dessus de P^2.

P_3 et P_4 sont longues, les molaires inférieures ont des colonnettes interlobaires et un pli caprin. Le troisième lobe de M_3 est formé d'un seul tubercule.

COMPARAISONS

Les pièces de KTD diffèrent des représentants du genre *Prostrepsiceros* par : un frontal plus épaissi et plus surélevé entre les chevilles ; des foramens supra-orbitaires s'ouvrant dans des dépressions plus vastes du frontal ; des fosses postcornuales plus profondes ; un frontal moins développé en arrière des chevilles. Elles diffèrent d'*Ouzocerus* par le frontal plus épais et surélevé au niveau des chevilles, des chevilles à spirale plus ouverte, plus divergentes et plus inclinées vers l'arrière.

Nous avons rapproché les fossiles de KTD du genre *Palaeoreas* sur la base de deux caractères apomorphes : épaississement et élévation du frontal entre les chevilles et grande fosse supra-orbitaire. Cependant, ces fossiles diffèrent de l'espèce-type *P. lindermayeri* de Pikermi comme de *P. zouavei* de Macédoine par la spirale un peu plus ouverte des chevilles, la section transversale des chevilles plus aplaties, l'inclinaison vers l'arrière et la divergence plus forte des chevilles, une suture interfrontale restant ouverte plus longtemps, une surélévation du frontal moins importante et des bords orbitaires plus proéminents.

OZANSOY (1965) a décrit deux espèces de *Palaeoreas* provenant du Sinap moyen : *P. elegans* et *P. brachyceras*. La première de ces espèces est basée sur un crâne dont le maxillaire seul est figuré et qui semble avoir disparu. OZANSOY figure en 1958 (version originale de sa thèse, non publiée) une cheville de *P. elegans* que nous n'avons pas retrouvée dans le matériel décrit par cet auteur et conservé au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. L'espèce *P. brachyceras* ne fut pas figurée par OZANSOY. TEKKAYA (1975) figure cependant plusieurs chevilles du Sinap qu'il attribue à cette espèce. Ces deux espèces différeraient par des chevilles plus robustes, plus courtes et plus torsadées chez *P. brachyceras*.

Au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris sont conservées cinq chevilles faisant partie du matériel décrit par OZANSOY. Ces chevilles sont torsadées (un tour de spire) et montrent une carène antérieure qui est, sur certains spécimens, mousse dans sa partie inférieure ; elles sont implantées sur la partie postérieure des orbites et peu inclinées vers l'arrière. Le pivot est assez haut. Le frontal est épaissi entre les chevilles mais situé au même niveau que les bords orbitaires. Les sutures inter-frontale et fronto-pariétale sont ouvertes, la fosse postcornuale est peu profonde, les foramens supra-orbitaires s'ouvrent dans des fosses allongées et étroites du frontal à la base du pivot. Ces pièces sont voisines de celles de KTD avec cependant un certain nombre de différences : torsion un peu plus faible, frontal non surélevé, fosse postcornuale moins profonde, inclinaison des chevilles vers l'arrière moins importante, pivot plus haut et trou supra-orbitaire en position moins interne par rapport à la cheville. Toutes ces différences peuvent être interprétées comme traduisant un état plus primitif des chevilles du Sinap.

KÖHLER (1987) attribue à l'espèce *P. elegans* un massacre et des chevilles isolées provenant de Corak Yerler (Turquie). Ces pièces semblent voisines de celles de KTD ; elles diffèrent par les mêmes caractères de *P. elegans* du Sinap : frontal plus haut entre les chevilles que le bord orbitaire, torsion plus forte, chevilles plus inclinées vers l'arrière. Cependant les chevilles de Corak Yerler sont moins divergentes que celles de KTD et, pour ce caractère, plus proches de celles du Sinap.

Ainsi il est vraisemblable que les chevilles de KTD et celles de Corak Yerler appartiennent à la même espèce ; mais on peut se demander si cette espèce est bien celle du Sinap moyen. Elle en est sûrement très voisine mais un peu plus dérivée.

Quant à l'attribution de ces formes turques au genre *Palaeoreas*, il serait nécessaire de connaître des restes crâniens plus importants pour arriver à une certitude. En attendant la découverte de matériel plus complet, nous désignerons ces fossiles turcs comme ?*Palaeoreas* cf. *elegans*.

GAZELLA

Quelques fossiles de KTD appartiennent à un très petit Bovidé que nous attribuons au genre *Gazella*.

DESCRIPTION DU MATÉRIEL DE KTD

1. Chevilles

LISTE DU MATÉRIEL : KTD 114 chevilles droite et gauche [DAP : 17,2 ; DT : 15] ; KTD 165 cheville droite [DAP : 19 ; DT : 16,5] ; KTD 166 cheville gauche [DAP : 15,2 ; DT : 14,6] ; KTD 167 cheville droite [DAP : 15,5 ; DT : 13,9 - L : 70] ; KTD 181 massacre [DAP : 17,3 ; DT : 15,3] ; KTD 183 [DAP : 17,6 ; DT : 16,7 - L : 68].

Ces chevilles sont de très petite taille. Elles sont droites, dépourvues de torsion comme de carène. Leur surface est creusée de nombreux sillons, plus profonds sur la face postérieure. Elles sont insérées au-dessus du toit orbitaire, largement séparées sur le frontal et inclinées vers l'arrière. Leur section transversale est arrondie et leur face postérieure faiblement courbée. Le pivot est moyennement long. Il n'y a pas de sinus ni dans la base de la cheville ni dans le pivot. Les trous supra-orbitaires s'ouvrent au pied des pivots dans une dépression triangulaire. La fosse post-cornuale est assez profonde. Sur le massacre KTD 181 la suture interfrontale est soudée (pl. III, 1 et 2).

1. Denture inférieure

LISTE DU MATÉRIEL : KTD 148 P_3-M_3 g ; KTD 160 P_3-M_3 d.

La rangée des prémolaires est plutôt longue. P_4 a un paraconide bien séparé du parastylide, une vallée entre le paraconide et le métaconide ouverte. Les molaires sont dépourvues de pli caprin, M_1 possède une colonnette interlobaire qui est absente sur les deux dernières molaires ; sur la face linguale des molaires, piliers et stylides sont forts. Le troisième lobe de M_3 est formé de deux tubercules. Les molaires sont hypsodontes et on y voit des traces de cément.

COMPARAISONS

Les chevilles de KTD sont remarquables par leur très petite taille, leur section transversale peu aplatie transversalement et leur implantation largement séparée sur le frontal. Tous ces caractères font penser soit à des jeunes soit à des femelles. Contre la première hypothèse on peut relever que la suture interfrontale est soudée sur le massacre KTD 181 et qu'il serait étonnant de n'avoir trouvé aucune cheville adulte pourtant plus résistante que celles des jeunes. La deuxième hypothèse ne peut être exclue.

En dehors des gazelles quelques genres à très petites cornes droites ont été décrits : *Elachistoceras*, *Tyrrhenotragus* et *Homoiodorcas*.

Elachistoceras Thomas, 1977 provient des couches de Nagri (Siwaliks). Ses chevilles diffèrent de celles de KTD par une taille plus petite, une section transversale plus ovale et une courbure de la face antérieure. *Tyrrhenotragus* Hurzeler et Engesser, 1976 provient du Monte Bamboli (Italie). Ses chevilles sont nettement plus petites que celles de KTD, plus inclinées vers l'arrière et insérées plus postérieurement sur l'orbite. *Homoiodorcas* Thomas, 1981 provient de Ngorora (Kenya). La taille des chevilles de KTD se situe dans la limite inférieure de variation de celle d'*Homoiodorcas*. Ce genre se caractérise par des chevilles fortement inclinées vers l'arrière, insérées obliquement sur le frontal et à section transversale décroissant brutalement vers le haut. Aucun de ces caractères ne se retrouve sur les fossiles de KTD.

Des gazelles proches de celles de KTD ont été décrites à plusieurs reprises et attribuées soit à des jeunes, soit à des femelles, soit à une nouvelle espèce. PILGRIM et HOPWOOD (1928, pl. I, fig.1) figurent un massacre provenant de Samos tout à fait semblable à KTD 181 et qu'ils identifient comme un jeune de *G. gaudryi* (= *G. pilgrimi*). TEILHARD et TRASSAERT (1938) figurent plusieurs massacres semblables provenant de Chine comme des mâles de *Gazella gaudryi*. KÖHLER (1987) décrit et figure des chevilles identiques provenant de Garkin (Turquie) sous le nom de *Gazella* sp. type III. TEKKAYA (1973) crée une nouvelle espèce : *Gazella ancyrensis* pour une cheville provenant du Sinap. Une pièce semblable et de même origine se trouve conservée au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. *G. ancyrensis* diffère des pièces de KTD par l'absence de courbure de sa face postérieure et la longueur un peu supérieure de son pivot.

Ne pouvant établir si ces chevilles de petite taille, à section arrondie, sont toutes conspécifiques ou bien représentent des femelles ou des jeunes de différentes espèces, nous désignerons les pièces de KTD sous le nom de *Gazella* sp.

PROTORYX

La quatrième antilope présente à KTD se place parmi l'ensemble des "*Protoryx*", ensemble complexe à taxonomie confuse. Près de dix genres ont été décrits en Europe, Afrique du Nord et Asie. Pour se limiter aux genres présents sur les bords de la Méditerranée à la fin du Miocène, il s'agit par exemple de *Protoryx*, *Pachytragus*, *Sporadotragus*, *Pseudotragus*, *Tragoreas*, *Damalavus*... Si GENTRY (1971) pense qu'il convient de conserver tous ces genres, la plupart des auteurs postérieurs n'accepteront pas ces séparations génériques. SOLOUNIAS (1981) rapporte qu'il n'a pu observer aucune différence entre *Tragoreas* et *Damalavus* ; KÖHLER (1987) pense que *Pachytragus* est synonyme de *Protoryx* et *Sporadotragus* de *Pseudotragus*. Quant à BOSSCHA ERDBRINK (1988), il place les quatre genres précédents dans un même taxon : *Protoryx*.

Une discussion de la systématique de cet ensemble sortirait du cadre de cet article. Nous admettrons les synonymies proposées par BOSSCHA ERDBRINK.

DESCRIPTION DU MATÉRIEL DE KTD

1. Chevilles

LISTE DU MATÉRIEL : KTD 1 t2 cheville droite [DAP : 42 ; DT : 32,2] ; KTD 115 cheville droite [DAP : 39,2 ; DT : 33,4] ; KTD 172 massacre [DAP : 41,7 ; DT : 34,7] ; KTD 182 cheville gauche jeune [DAP : 31,4 ; DT : 25,4] ; KTD 186 massacre [DAP : 41,2 ; DT : 31] ; KTD 188 cheville gauche [DAP : 38 ; DT : 31,9].

Les chevilles sont simples sans torsion ni carène et très peu divergentes (pl. IV, 1). Elles sont insérées au-dessus des orbites, proches l'une de l'autre à la base et inclinées vers l'arrière. La face postérieure de la cheville est faiblement courbée. La section transversale est ovale, un peu aplatie. Le pivot est haut et large dans sa partie antérieure ; il est entièrement creusé d'un vaste sinus en forme de dôme n'atteignant pas la base de la cheville. Ce sinus est limité chez les individus adultes par une couche d'os compact, mais n'est subdivisé par aucune cloison à l'intérieur du pivot. Il est bordé médialement par un deuxième sinus plus petit limité par la suture interfrontale. Les trous supra-orbitaires sont très petits, s'ouvrent à la base des pivots et ne sont pas situés dans une dépression du frontal. Les sutures fronto-pariétale et interfrontale sont ouvertes et de dessin compliqué. Le frontal n'est pas surélevé entre les chevilles. Les fosses postcornuales sont petites et peu profondes. Les pariétaux ne sont conservés que sur quelques centimètres, toutefois il semble que la face ait été très inclinée sur la boîte crânienne.

2. Denture

LISTE DU MATÉRIEL : KTD 121 P^2-M^3 d ; KTD 129 M_1-M_3 d.

Ces deux pièces sont très usées et en dehors de la présence d'une petite colonnette interlobaire sur les molaires inférieures, aucun caractère n'est observable. Seule la taille nous les fait attribuer à *Protoryx*.

COMPARAISONS

Par leur forme et leur allure ainsi que par la présence d'un grand sinus en dôme dans le pivot, les chevilles de KTD doivent être attribuées à *Protoryx*. Deux espèces, *P. laticeps* et *P. crassicornis*, ont été décrites à Samos et une, *P. carolinae*, à Pikermi. BOSSCHA ERDBRINK (1988) met d'ailleurs toutes ces espèces en synonymie ; quoiqu'il en soit ces antilopes sont d'une taille nettement supérieure à celle de *Protoryx* de KTD et ont un frontal plus surélevé entre les chevilles ce qui traduit sans doute un stade plus dérivé. *Protoryx solignaci*, du Miocène supérieur de Beglia (Tunisie) se différencie du Bovidé de KTD par la présence d'une carène antérieure sur ses chevilles qui montrent aussi une section transversale plus aplatie médio-latéralement, et surtout par un sinus moins développé et subdivisé par des parois. KÖHLER (1987) a créé une nouvelle espèce : *P. enanus* pour quelques chevilles du Miocène moyen de Sofça et de Catakbagyaka (Turquie) ; la taille de ces pièces est tout à fait comparable à celle de KTD. Cependant il n'y aurait pas de sinus ni à la base des chevilles ni dans le pivot mais seulement dans le frontal autour des foramens supra-orbitaires, disposition sans doute primitive mais qui paraît difficilement conciliable avec une attribution au genre *Protoryx*. Au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris est conservé un massacre (YAS 40) provenant du Sinap moyen (Turquie). La taille et l'allure générale des chevilles sont les mêmes qu'à KTD mais on peut toutefois noter quelques différences : le frontal au niveau de la suture interfrontale est épais mais nettement moins qu'à KTD (1,4 cm contre 2,5 cm) ; la fosse postcornuale bien que peu profonde est mieux marquée qu'à KTD ; le trou supra-orbitaire petit est en position plus médiane par rapport au pivot ; le frontal n'est pas surélevé entre les chevilles. La plus grande différence s'observe sur les sinus : les chevilles du Sinap ne montrent qu'un très petit sinus limité à la partie la plus antérieure du pivot qui est plus aplati médio-latéralement, caractère sans doute lié au précédent. Il pourrait peut-être s'agir d'une forme semblable à celle décrite par KÖHLER sous le nom de *P. enanus*, mais en tous cas différente du *Protoryx* de KTD. KÖHLER (1987) décrit sous le nom de *Pseudotragus parvidens* une cheville de Mahmutgazi (Turquie) qui par ses dimensions et la forme de sa section transversale semble identique au *Protoryx* de KTD, toutefois il n'y a aucune précision sur les sinus.

Nous avons indiqué plus haut que le genre *Pseudotragus*, créé en 1904 par SCHLOSSER pour des fossiles provenant de Samos, a été mis en synonymie avec *Protoryx* par BOSSCHA ERDBRINK (1988). Nous placerons les fossiles de KTD dans l'espèce *Protoryx parvidens*.

II — LES BOVIDAE DU NIVEAU SUPÉRIEUR DE KEMIKLITEPE (KTA et KTB)

Les sites A et B de Kemiklitepe ont livré des restes moins abondants que le niveau inférieur D, mais plus variés puisqu'on y trouve au moins six genres de Bovidés.

? PALAEORYX sp.

Palaeoryx, genre monospécifique créé par GAUDRY en 1861, est connu à Pikermi et à Samos (GENTRY, 1971). Il s'agit d'une grande antilope à chevilles droites et à section peu aplatie transversalement. GENTRY (1971) insiste sur la difficulté d'identifier les dentitions isolées : " Even

complete upper or lower dentitions are very difficult to identify unless they are attached to complete skull or associated with horn cores." C'est pourquoi toutes les pièces de KTAB étant des dentures à l'exception d'une cheville très abîmée, nous préférons laisser leur attribution taxonomique dans le doute.

LISTE DU MATÉRIEL : KTA 14 P^2-M^3 g ; KTA 15 : P_2-M_3 d ; KTA 181 : M_2-M_3 ; KTA 185 : P^4-M^1 g ; KTB 76 M^3 d ; KTA 151 : fragment cheville droite [DAP : 45 ; DT : 40].

1. Mandibules (fig. 2a)

Ces pièces sont de grande taille (pl. VI, 1). Les prémolaires sont longues par rapport aux molaires ($R = P_2P_4/M_1M_3 \times 100 = 71,2$). Cependant P_2 est très petite, la longueur de la série des prémolaires est donc due à P_3 et P_4. Les trois prémolaires ont une structure dérivée ; P_2 possède deux crêtes linguales fortes. Sur P_3 et P_4 le paraconide est bien développé. Sur P_4 les deux vallées postérieures sont fermées par une muraille linguale. Les molaires ont un émail faiblement ridulé, des colonnettes inter-lobaires bien développées sur les trois molaires ; il n'y a pas de pli caprin, la face linguale est ondulée avec des stylides forts. Le troisième lobe de M_3 est petit mais cependant formé de deux tubercules.

Ces mandibules se rapprochent des grands *Tragoportax* par la taille, par les proportions des prémolaires par rapport aux molaires ainsi que par quelques caractères comme l'émail ridulé et la présence de colonnettes interlobaires. Cependant elles s'en séparent nettement par la structure plus dérivée des prémolaires, la petite taille de P_2, la face linguale plus ondulée et l'absence de pli caprin.

Criotherium s'en sépare par ses prémolaires beaucoup plus courtes et plus simples, la face linguale des molaires plate et un troisième lobe de M_3 formé d'un seul tubercule.

La mandibule de *Palaeoryx* n'est pas connue avec certitude (GENTRY, 1971). Cependant, la très petite P_2 se retrouve sur les pièces attribuées à *Palaeoryx*.

2. Maxillaires

Le maxillaire KTA 14 (pl. IV, 2) appartient à un Bovidé de grande taille. Les prémolaires sont plutôt longues ($R = P^2P^4/M^1M^3 \times 100 = 71,4$). L'émail des molaires est ridulé. Les différents éléments des molaires se soudent tardivement ; les colonnettes interlobaires sont présentes sur les trois molaires. Les parastyles et les mésostyles ainsi que le pilier du paracone sont forts. On observe sur les molaires des îlots centraux ainsi que des crochets dans la vallée postérieure.

Ce maxillaire est de même taille et mêmes proportions que celui d'un grand *Tragoportax* avec cependant une P^2 plus courte. Les maxillaires de *Criotherium* sont bien différents : prémolaires nettement plus courtes, styles et piliers beaucoup plus faibles...

3. Cheville

Il s'agit d'une cheville droite malheureusement abîmée. Elle ne présente ni torsion ni carène ; sa section transversale est trop ronde pour qu'elle puisse appartenir à un *Protoryx* mais pourrait convenir pour *Palaeoryx* . La taille est par contre inférieure à celles des chevilles de *Palaeoryx* mais peut-être est-ce dû à l'âge de l'individu.

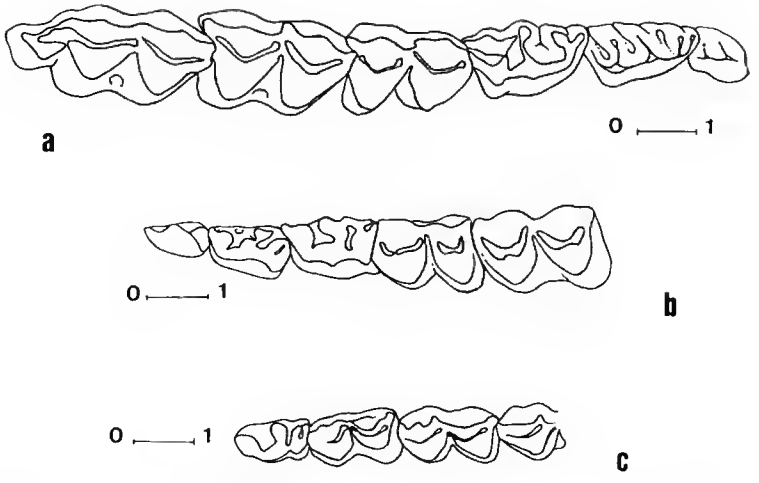


FIG. 2. — a, *Palaeoryx* sp. KTA 15, P_2M_3 d, vue occlusale ; b, *Protoryx laticeps* KTB 82, P_2M_2 g, vue occlusale ; c , ? *Oioceros wegneri* KTA 187, P_4M_2 g, vue occlusale.

a, Palaeoryx *sp. KTA 15, r.* P_2M_3, *occlusal view ; b*, Protoryx laticeps *KTB 82, l.* P_2M_2, *occlusal view ; c*, ? Oioceros wegneri *KTA 187, l.* P_4M_2, *occlusal view.*

Protoryx laticeps

Protoryx laticeps provient de Samos ; il se différencie de la deuxième espèce présente à Samos (*P. crassicornis*) surtout par ses chevilles à section transversale moins aplatie et par l'absence de carène. Cependant BOSSCHA ERDBRINK (1988) juge que les différences entre *Protoryx carolinae*, *P. laticeps* et *P. crassicornis* ne justifient pas une séparation spécifique.

1. Restes crâniens

LISTE DU MATÉRIEL : KTA 18 : cheville droite [DAP : 64,2 ; DT : 42,7] ; KTA 152 massacre avec chevilles cassées à la base [DAP : 66,2 ; DT : 43,5] ; KTB 77 : fragment d'un arrière-crâne.

Les chevilles sont droites, sans spirale ni carène (pl. V, 2) ; cependant le bord postérieur de la cheville devient plus aigu dans la moitié distale de la cheville. La section transversale est en forme d'ovale aplati médio-latéralement. Les chevilles sont implantées au dessus des orbites, très proches l'une de l'autre à la base et peu divergentes. Le bord postérieur de la cheville est peu courbé vers l'arrière, en tous cas dans la partie conservée. Les trous supra-orbitaires s'ouvrent à la base des pivots ; ils sont petits, ronds et non situés dans une dépression du frontal. Les pivots sont creusés de grands sinus. Les bords orbitaires ne sont pas proéminents, le frontal est surélevé entre les chevilles ; les sutures fronto-pariétales et interfrontales sont ouvertes. Le frontal est très épais au niveau de la suture interfrontale (4 cm). Il n'y a pas de fosse postcornuale.

L'arrière-crâne KTB 77 ne comprend que la face occipitale et la partie la plus postérieure du toit crânien. la face occipitale est large, de contour grossièrement pentagonal avec des tubérosités nucales

fortes et des condyles saillants vers l'arrière. La mastoïde est en grande partie latérale ; les apophyses paroccipitales sont grandes et en forme de lame.

2. **Dentures** (fig. 2b)

LISTE DU MATÉRIEL : KTA 11 : D_3-D_2 d ; KTA 159 : D_2-M_2 g ; KTA 12 : D^2-M^2 d ; KTA 13 : D^3-M^2 g ; KTA 119 : P_4-M_2 g ; KTA 114 : P_2-M_1 g ; KTA 117 : D^4-M^1 d ; KTA 120 : P_2 g ; KTA 147 : M_3 g ; KTA 148 : M_2 g ; KTB 82 : P_2-M_2 g ; KTB 74 : M_3 g ; KTB 9 : D^2-D^4 g.

Aucun maxillaire adulte n'est conservé. La série des dents lactéales est courte par rapport à la taille des molaires définitives. Ces molaires ont un émail finement ridulé, une très petite colonnette interlobaire et un crochet dans la vallée postérieure. Le mésostyle est très fort, l'hypsodontie est importante : le rapport h/L × 100 est pour M^2 de 122 alors qu'il est par exemple de 89 pour *Tragoportax rugosifrons* du Ravin des Zouaves n° 5 (Macédoine). Les lobes internes se soudent rapidement à la muraille externe.

Comme pour les dents supérieures la série D_2-D_4 est très courte, surtout D_2 et D_3, par rapport à la série des molaires. Les molaires ont une colonnette interlobaire peu développée et parfois absente, la face linguale est plane avec un mésostylide fort. Il n'y a pas de pli caprin (pl. V, 1 ; pl. VI, 2). L'hypsodontie est importante, le rapport h/L × 100 est égal à 124 pour M_2 alors qu'il varie par exemple de 99 à 110 avec une moyenne de 106 pour *Tragoportax rugosifrons*. La série des prémolaires est courte. Le métaconide de P_4 est dirigé vers l'avant.

Tant par leurs dimensions et par leurs caractères morphologiques, ces pièces et surtout les chevilles correspondent à *Protoryx laticeps* tel que le définit GENTRY (1971).

?Oioceros wegneri

Un fragment de cheville, un arrière-crâne ainsi que deux mandibules pourraient appartenir à *Oioceros wegneri* Andree,1926. Le mauvais état de conservation de ces pièces ne permet pas d'aboutir à une détermination précise.

LISTE DU MATÉRIEL : KTA 187 : P4-M2 g ; KTA 189 : fragment de cheville ; KTB 84 : fragment de crâne ; KTB 70 : P3-P4-M2 g.

Le fragment de cheville est spiralé avec un sillon bordé de deux crêtes d'un côté, une carène de l'autre.

L'arrière-crâne est très abîmé. Les chevilles sont cassées à la base des pivots ; on voit simplement qu'elles étaient grosses par rapport à la taille du crâne. Le pivot est creusé de deux grands sinus séparés par une mince cloison. Les chevilles étaient proches l'une de l'autre à la base. Le frontal est surélevé entre les chevilles. Il semble que la face ait été fortement inclinée par rapport à l'arrière-crâne. La face occipitale est basse et large, les condyles occipitaux ne sont pas saillants, la mastoïde est essentiellement postérieure, l'apophyse post-tympanique du squamosal est forte. Les apophyses paroccipitales semblent courtes et robustes. Les fosses condyliennes sont peu profondes ; le foramen ovale est petit. Le basioccipital est remarquablement large et court (largeur entre les tubérosités antérieures = 33,8 ; entre les tubérosités postérieures = 34,6).

Deux mandibules incomplètes pourraient appartenir à la même espèce (fig.2c). P_3 est courte par rapport à P_4. P_4 a un paraconide très réduit, un métaconide transversal avec un faible développement antérieur, les vallées antérieures et postérieures sont ouvertes ; il y a un fort sillon sur la face latérale. Les molaires n'ont pas de colonnette interlobaire ; un faible pli caprin est présent ; la face linguale est plane avec un mésostylide net (pl. VI, 4).

Ces mandibules sont d'une taille supérieure à celles de *Prostrepsiceros* ou *Palaeoreas* ; elles sont par contre proches de celle de *Protragelaphus* par la taille mais aussi par la réduction des prémolaires. Cependant P_4 est de structure très différente.

Le basioccipital court et large, les prémolaires réduites avec P_4 simple, la taille générale permettent de rapprocher ces pièces d'*Otoceros wegneri*. KÖHLER (1987) signale l'existence de cette espèce à Garkin, Mahmutgazi et à Eski Bayirköy.

GAZELLA sp.

Plusieurs chevilles, mandibules et maxillaires appartiennent à une gazelle.

1. Chevilles

LISTE DU MATÉRIEL : KTA 155 : cheville droite [DAP : 24,5 ; DT : 20,9] ; KTA 27 : cheville gauche [DAP : 25,2 ; DT : 20,4] ; KTA 149 cheville gauche [DAP : 26,4 ; DT : 18,4] ; KTA 156 : fragment de cheville ; KTA 26 : fragment de cheville ; KTB 78 : cheville droite [DAP : 25,6 ; DT : 20,7] ; KTB 79 : cheville gauche [DAP : 24,6 ; DT : 18,6].

Les chevilles ne présentent aucune torsion (pl. VI, 3). Elles sont insérées au-dessus des orbites ; il y a de nombreux sillons sur toute la surface ; ces sillons sont plus profonds sur la face postérieure. Les chevilles sont courbées vers l'arrière ; la section transversale est ovale, aplatie transversalement ; la face latérale est plus plate que la face médiale. Les trous supra-orbitaires s'ouvrent dans une dépression du frontal au pied des pivots. La fosse postcornuale est petite et profonde.

Ces chevilles sont donc nettement différentes de celles trouvées dans la couche D de Kemiklitepe.

2. Dentures

LISTE DU MATÉRIEL : KTA 118 : M_2-M_3 d ; KTA 143 : P_3-M_3 g ; KTA 144 : P_3-M_3 g ; KTA 146 : P^2-M^3 d ; KTA 121 : P^4-M^2 g ; KTA 183 : P_3-M_3 d ; KTA 160 : M_1-M_3 g ; KTB 65 : P_3-M_3 g ; KTB 66 : P_2-M_3 d ; KTB 67 : P_2-P_4 g ; KTB 68 : P^3-M^3 d ; KTB 73 : M_1-M_2 d.

Les dentures correspondent tout à fait par leur structure comme par leur taille et leur proportion à celle de *Gazella deperdita* décrites par HEINTZ (1971).

Nous attribuons ces chevilles et ces dentitions à *Gazella* sp.

BOVIDÉS INDÉTERMINÉS

Quelques pièces dentaires semblent différentes de ce que nous venons de décrire ci-dessus.

1. KTA 154 et KTA 116

Il s'agit de deux fragments de mandibules (P_3P_4 d et P_2P_4 d) très usées et appartenant à un grand Bovidé. Comparée aux pièces que nous avons attribuées à *Palaeoryx* la taille est voisine mais P_2 est plus grande par rapport à P_3 et P_4 et dépourvue des deux crêtes linguales. De plus, P_4 a une vallée antérieure fermée ou presque par une forte extension du métaconide vers l'avant.

Par ces caractères ces deux mandibules pourraient se rapprocher de celle d'un grand *Tragoportax*.

2. KTB 75, KTB 81, KTA 153, KTA 182

Ces quelques fragments appartiennent à un Bovidé de taille moyenne, plus grand que la gazelle mais plus petit que ?*Oioceros wegneri*. Les molaires supérieures et inférieures ont un émail lisse, sont dépourvues de colonnettes interlobaires et semblent hypsodontes. Les lobes externes des molaires ont une section très arrondie. Ces pièces sont trop fragmentaires pour tenter une comparaison.

CONCLUSION

Les niveaux inférieur et supérieur de Kemiklitepe ont donc livré des Bovidés nettement différents, puisqu'il n'y a aucune espèce commune entre ces deux niveaux.

Niveau inférieur (KTD) :

— *Protoryx parvidens*
— *Criotherium argalioides*
— *Palaeoreas* cf. *elegans*
— *Gazella* sp.

Niveau supérieur (KTA, KTB) :

— *Protoryx laticeps*
— ? *Palaeoryx* sp.
— ? *Oioceros wegneri*
— *Gazella* sp.
— Bovidé ind. 1
— Bovidé ind. 2

Cette diversité traduit certainement une différence dans le temps et peut-être aussi une différence de milieu. Cette juxtaposition de deux couches avec des faunes différentes dans le même gisement incite à penser qu'une telle juxtaposition pourrait se retrouver dans d'autres gisements mais aurait pu passer inaperçue. Il en résulterait un mélange de faunes d'âges voisins mais différents. Ainsi à Garkin, par exemple, coexistent deux formes de gazelles, l'une proche de celle de KTD, l'autre de celle de KTAB. On peut se demander si ces deux formes proviennent d'un même niveau. Pour Samos il est bien connu que plusieurs gisements d'âges différents ont été mélangés et de plus, d'après SOLOUNIAS (1981), il y aurait dans certains de ces gisements deux couches fossilifères.

L'abondance de *Criotherium* est le caractère le plus frappant de la faune de Bovidés de KTD. Les Ovibovinae étaient largement répandus au Turolien inférieur en Turquie puisqu'on les retrouve dès qu'une faune est connue par un nombre suffisant de fossiles pour être représentative. Ils semblent absents, par contre, des gisements du Turolien moyen et supérieur, mais cette période est moins bien

connue en Turquie. Durant le Miocène supérieur, les Ovibovinae ont occupé deux zones géographiques séparées par plusieurs milliers de kilomètres : en Chine d'une part et en Europe orientale et Asie mineure (Macédoine, Samos, Turquie, Iran, Irak) d'autre part. Dans les gisements d'Europe de l'Ouest, du Centre, ainsi qu'à Pikermi comme dans les Siwaliks et l'Afghanistan, les Ovibovinae font défaut. La diminution, puis la disparition, des Ovibovinae au cours du Turolien en Europe orientale et en Asie mineure pourraient être liées à un changement climatique entraînant un remplacement progressif d'un milieu ouvert par un milieu plus fermé.

Nous avons signalé lors de la description des pièces de *Gazella* sp. de KTD que des formes proches se retrouvent à Samos, à Garkin et dans le Sinap moyen. Toutefois l'impossibilité d'éliminer l'hypothèse d'une variation sexuelle (toutes ces chevilles pouvant appartenir à des femelles) limite les conclusions. On peut seulement remarquer que dans la collection de Samos du British Museum, la plupart des chevilles appartiendraient à des jeunes (?) à l'exception du massacre M 5420 de beaucoup plus grande taille. Mais ce massacre ne fait pas partie de la collection MAJOR et a été acheté ultérieurement ; il provient donc probablement d'un autre gisement de Samos. Bien qu'on ne puisse avoir de certitude quant à la provenance de la collection MAJOR achetée par le British Museum en 1889, elle proviendrait en grande partie d'après SOLOUNIAS (1981) du niveau fossilifère le plus ancien de Samos : Vrysoula et peut-être de Stefana. Dans cette collection les *Criotherium* sont très abondants ; on y trouve aussi des petits représentants du groupe des *Protoryx* ainsi qu'une forme à chevilles spiralées désignée sous le nom de *Prostrepsiceros woodwardi* par PILGRIM et HOPWOOD (1929) et de *Prostrepsiceros houtumschindleri* par GENTRY (1971). Cette forme pourrait être proche du ?*Palaeoreas* de KTD. Ainsi il est possible que toutes les formes de Bovidés présentes à KTD se retrouvent dans le niveau le plus ancien de Samos.

Les gisements du Turolien inférieur de Macédoine (Vathylakkos, Prochoma et Ravin des Zouaves 5) n'ont aucune espèce commune avec KTD. En particulier, les *Tragoportax* y sont très abondants alors qu'ils sont absents à KTD. Même si cette absence est due uniquement au petit nombre de fossiles récoltés qui ne représentent sûrement pas toute la faune existante, elle indique cependant que les *Tragoportax* étaient peu abondants. On peut d'ailleurs remarquer qu'en Turquie comme en Iran et en Irak, les *Tragoportax* ne sont jamais aussi abondants qu'à Pikermi, qu'en Macédoine ou qu'en Europe occidentale et centrale. A Samos les *Tragoportax* semblent absents ou très rares dans les collections du British Museum.

KTD présente des points communs avec certains gisements turcs considérés comme du Turolien inférieur tels que Mahmutgazi, Garkin ou Corak Yerler. On peut noter la présence dans ces gisements d'une très petite gazelle, d'un gros Bovidé (Ovibovinae?), d'un *Protoryx* identique à celui de KTD à Mahmutgazi et d'un ?*Palaeoreas elegans* ou *asiaticus* à Corak Yerler et à Garkin. En revanche Kayadibi diffère de KTD par la présence de *Nisidorcas*, genre connu en Macédoine, et d'une grande gazelle.

Le niveau supérieur de Kemiklitepe n'a livré que très peu de Bovidés. La plupart des déterminations ne sont pas assez précises pour permettre des comparaisons, exception faite de *Protoryx laticeps*. Ce dernier est plus évolué que le *Protoryx* de KTD par sa taille supérieure, le frontal plus surélevé et plus épais entre les chevilles. Il semble qu'à Samos, *P. laticeps* se rencontre dans les niveaux supérieurs (Q1, L, Q2). KÖHLER (1987) pense retrouver une espèce voisine ou identique à Kinik. BOSSCHA ERDBRINK (1988) décrit des *Protoryx* comparables provenant des sites K2 et K1 de Maragha (Upper Maragha?) sous le nom de *Protoryx carolinae* (dans lequel il inclut *P. laticeps* et *P. crassicornis*). Ainsi ces grands *Protoryx*, qu'il s'agisse de *P. carolinae*, de *P. laticeps* ou de *P. crassicornis*, pourraient remplacer durant le Turolien un ensemble de petits *Protoryx* plus primitifs et qui ont été décrits sous des noms divers (*Pseudotragus*, *Leptotragus* ou *Sporadotragus*).

Remerciements

Le matériel étudié dans cet article a été récolté en 1989 et 1990 lors de campagnes de fouilles subventionnées par le CNRS (URA 1433) la DAGIC (MEN) et le Collège de France. Les photographies sont dues à C. SICARD et C. ABRIAL. Le manuscrit a été préparé par G. FLORENT.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANDREE, J., 1926. — Neue Cavicornier aus dem Pliocän von Samos. *Paleontographica*, **67** (6) : 135-175.

BECKEN PLATEN, J. D., O., SICKENBERG, et H. TOBIEN, 1975. — Vertebraten local faunen der Turkei und ihre Altustellung. *Geol. Jahrb.*, B, **15** : 47-100.

BOHLIN, B., 1935. — Uber die Verwandtschaftlichen Beziehungen von *Criotherium argalioides* Forsyth Major. *Bull Geol. Inst. Upsala*, **25** : 1612.

BOSSCHA-ERDBRINK, D. P., 1978. — Fossil Ovibovinae from Garkin near Afyon, Turkey. *Proc. K. ned. Akad. Wet.*, B, **81** (2) : 145-185.

— 1988. — *Protoryx* from three localities East of Maragha, N.W. Iran. *Proc. K. ned. Akad. Wet.*, B, **91** (2) : 101-159.

CRUSAFONT PAIRO, M., 1957. — Los Girafidos fosiles de Esme (Anatolia). *Curs. Conf.*, **4** : 80-81.

GAUDRY, A., 1861. — Résultats des fouilles entreprises en Grèce sous les auspices de l'Académie. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **52** : 238-241.

GENTRY, A., 1970. — Revised classification from *Makapania broomi* Wells and Cooke (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia). *Paleont. afr.*, **13** : 63-67.

— 1971. — The earliest goats and other antelpopes from the Samos *Hipparion* Fauna. *Bull. Bri. Mus. nat. Hist.*, Geology, **20** (6) : 229-296.

HEINTZ, E., 1971. — *Gazella deperdita* (Gervais) 1847 (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) du Pontien du Mont Luberon, Vaucluse, France. *Ann. Paléont.*, **57** (2) : 209-229.

HURZELER, J., & B. ENGESSER, 1976. — Les faunes de mammifères néogènes du bassin de Bacinello (Grosseto, Italie). *C. r. Acad. Sci., Paris*, D, **283** : 333-336.

KÖHLER, M., 1987. — Boviden des turkischen Miozäns (Kanozoikum und Braunkohlen der Türkei). *Pal. Evol.*, **21** : 133-246.

OZANSOY, F., 1958. — Etude des gisements continentaux et des mammifères du Cénozoïque de Turquie. Thèse, Faculté des Sciences, Université de Paris : 1-158.

— 1961. — *Hyaena senyurecki* du Pliocène supérieur (Sinap moyen) et la répartition verticale du genre Hyaena dans le système pliocène de Turquie. *Bull. miner. Res. Expl. Inst. Turkey*, **57** : 97-120.

— 1965. — Etude des gisements continentaux et des mammifères du Cénozoïque de Turquie. *Mém. Soc. géol. Fr.*, n. s., **44** (1. n°102) : 1-92.

— 1969. — Sur la longévité des faunes à Hipparion et les faunes de Vertébrés fossiles dans la région de la mer Egée anatolienne. *Bull. min. Res. Expl. Inst. Turkey*, **72** : 130-134.

PILGRIM, G. E., & A. T. HOPWOOD, 1928. — Catalogue of the Pontian Bovidae of Europe in the department of Geology. British Museum (nat. Hist.) : 1-106.

SCHLOSSER, M., 1904. — Die fossilen Cavicornia von Samos. *Beitr. Paläont. Geol. Ost.-Ung.*, **17** : 21-118.

SOLOUNIAS, N., 1981. — The Turolian Fauna from the island of Samos, Greece. *Contr. vertebr. Evol.*, **6** : 1-232.

TEILHARD, P., & M. TRASSAERT, 1938. — Cavicornia of South eastern Shansi. *Palaeont. sin.*, n. s., **6** : 1-98.

TEKKAYA, I., 1973. — Une nouvelle espèce de *Gazella* du Sinap moyen. *Bull. miner. Res. Expl. Inst. Turkey*, **80** : 118-143.

— 1975. — Orta Sinap Bovinae Faunasi. *Turk. Jeol. Kur. Bült.*, **18** (7) : 27-32.

THOMAS, H., 1977. — Un nouveau Bovidé dans les couches à Hominoïdea du Nagri (Siwaliks moyens, Miocène supérieur) plateau du Potwar, Pakistan : *Elachistoceras khauristanensis* g. nov., sp. nov.. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7, **19** (2) : 375-383.

— 1981. — Les Bovidés miocènes de la formation de Ngorora du bassin de Baringo (Kenya). *Proc. K. ned. Akad. Wet.*, B, **84** (3-4) : 335-409.

TUNA, V., 1985. — Kemiklitepe (Usak -Esme) omurgali faunasi Hipparionlarinda odontolojik degisimiler. *Türk. Jeol. Kur. Bült.*, C, **28** : 47-54.

YALÇINLAR, I., 1946. — Une faune de Vertébrés miocènes aux environs d'Esme (Turquie, vallée du Méandre supérieur). *Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul*, B, **11** (2) : 124-130.

ANNEXE

TABLEAU I. — Comparaison de quelques mesures du crâne du *Criotherium* de KTD avec celles de *Plesiaddax inundatus* (d'après BOSSCHA ERDBRINK, 1978) et du *Criotherium* de Samos (d'après BOHLIN, 1935).

	Criotherium KTD	*Criotherium* Samos	*Plesiaddax* Garkin
L. foramen magnum à P^2	270	246-275	261
l. crâne temporal	102	96-113	105
l. niveau meat auditif	123,5	122-125	117-119
h. occipital	57	55-57	59-65
l. palais nivcau M^3	46	38-53	51-58
L. P^2M^3	106	111	121
L. P^2P^4	43	42,5	47,2
L. M^1M^3	66	68,4	75,4
L. P_2M_3	114	115-120	123,5
L. P_2P_4	38-42	42-48	43
L. M_1M_3	68-75	73-75	82,6

TABLEAU II. — Dimensions des dentures supérieures et inférieures de *Criotherium* de KTD.

		P^2	P^3	P^4	M^1	M^2	M^3	P^2P^4	M^1M^3	P^2M^3
KTD 175	L	14,5	13,1	14,7	18,3	23,2	26,3	42,5	65	104
	l	15	15	16,7	20,7	22,6	21,3	—	—	—
KTD 145	L	—	—	—	—	—	26,5	—	—	—
	l	—	—	—	—	—	21,6	—	—	—
KTD 146	L	—	—	—	—	—	27	—	—	—
	l	—	—	—	—	—	21,5	—	—	—
KTD 147	L	—	—	—	—	—	25,5	—	—	—
	l	—	—	—	—	—	21,7	—	—	—
KTD 197	L	13,4	14,3	14,7	18,5	23,8	27,3	43,6	67	108
	l	15,3	16	17,3	22	22,7	21,3	—	—	—

TABLEAU II *(suite)*.

		P_2	P_3	P_4	M_1	M_2	M_3	P_2P_4	M_1M_3	P_2M_3
KTD 125	L	—	14,6	16,7	19,7	22,9	32,5	—	74,5	—
	l	—	9,4	11	14,4	15	15,3	—	—	—
KTD 139	L	—	—	—	21,7	25,2	31,9	—	—	—
	l	—	—	—	12,9	15,5	15,5	—	—	—
KTD 144	L	—	—	18,7	—	—	—	—	—	—
	l	—	—	10,3	—	—	—	—	—	—
KTD 158	L	—	—	—	—	21,6	31,6	—	—	—
	l	—	—	—	—	15	14,2	—	—	—
KTD 159	L	10,8	14	17	—	—	—	41,9	—	—
	l	6,9	9,4	10	—	—	—	—	—	—
KTD 177	L	9,6	12,7	15,4	19,7	24	30,8	39,3	74,7	114
	l	6	9,2	10,1	—	14,7	14,9	—	—	—
KTD 180	L	10,4	13,1	15,7	—	—	—	40	—	—
	l	6,7	—	9,9	—	—	—	—	—	—
KTD 184	L	10,3	13,1	15,2	—	21,4	—	38	—	—
	l	7	9,4	11,3	—	15,5	—	—	—	—
KTD 185	L	11	14,2	15,2	17,7	22,2	31,2	40,7	68,5	—
	l	7,5	10,7	10,6	14,4	16,1	14,7	—	—	—
KTD 196	L	—	13,5	15,4	16,2	22	32	—	68,5	—
	l	—	8,9	10,3	—	14,6	—	—	—	—

TABLEAU III. — Dimensions du métatarsien et du métacarpien de *Criotherium*.

	KTD 198	KTD 109
L. totale	225	175
DAP proximal	36	26,7
DT proximal	37,8	41,7
DAP distal	26,3	—
DT distal	42,5	—

TABLEAU IV. — Dimensions des dentures inférieures et supérieures de ?*Palaeoreas* de KTD.

		P_2	P_3	P_4	M_1	M_2	M_3	P_2P_4	M_1M_3	P_2M_3
KTD 104	L	5,7	9,6	9,5	9,4	12,5	17	24,6	38,8	63,4
	l	3,5	5,5	6	—	8,3	8,1	—	—	—
KTD 119	L	—	—	9,3	8,7	—	—	—	—	—
	l	—	—	5,6	7,2	—	—	—	—	—
KTD 140	L	—	—	—	—	—	17,7	—	—	—
	l	—	—	—	—	—	8,3	—	—	—
KTD 174	L	5,7	8,2	9	7,9	11,9	17,4	22,5	37,7	60,5
	l	3,3	4,9	6,4	6,8	8,3	8,1	—	—	—
KTD 178	L		9,4	9,7	9,1	12,4	16,5	—	37,4	—
	l		5,5	5,8	7,1	8,8	8	—	—	—
KTD 194	L		7,8	10	—	—	—	—	—	—
	l	—	4,6	5,3	—	—	—	—	—	—

		P^2	P^3	P^4	M^1	M^2	M^3	P^2P^4	M^1M^3	P^2M^3
KTD 106	L	8,4	8,1	7,8	9	12,8	13,3	24,8	34,6	58,6
	l	6,2	7,2	9,2	10	11,6	11,8	—	—	—
KTD 107	L	—	—	8,7	10,7	13,3	13,7	—	37	—
	l	—	—	9,6	11,6	13,7	13,3	—	—	—
KTD 162	L	8	8,5	7,8	11,4	13,7	13,5	24,8	36,9	61,2
	l	6,6	7,5	9,4	11,1	13	12,8	—	—	—

TABLEAU V. — Dimensions de la denture de *Gazella* sp. de KTD.

		P_3	P_4	M_1	M_2	M_3	M_1M_3
KTD 148	L	6,6	7,4	7,6	9,3	13,5	30,3
	l	4,2	5	6,3	6	5,8	—
KTD 160	L	7,4	8,6	8,9	10,9	13,3	32,6
	l	4,1	5	5,8	6	5,3	—

TABLEAU VI. — Dimensions de la denture de *Protoryx* de KTD.

		M_1	M_2	M_3	M_1M_3
KTD 129	L	10,7	13,6	20,5	44,6
	l	9,5	10,9	10,3	—

		P^2	P^3	P^4	M^1	M^2	M^3	P^2P^4	M^1M^3	P^2M^3
KTD 121	L	10,2	11,2	9,4	10	12,8	15,5	31,4	38,8	69,2
	l	7,2	8,8	11,9	—	15,2	14,8	—	—	—

TABLEAU VII. — Dimensions des dentures inférieures et supérieures de *Palaeoryx* de KTA.

		P_2	P_3	P_4	M_1	M_2	M_3	P_2P_4	M_1M_3	P_2M_3
KTA 15	L	12,6	18,4	20,5	19,4	23,9	30,2	50,8	71,3	123
	l	8,2	10,9	12	14	16	14,1	—	—	—
KTA 181	L	—	—	—	—	24	32,4	—	—	—
	l	—	—	—	—	17,1	15	—	—	—

		P^2	P^3	P^4	M^1	M^2	M^3	P^2P^4	M^1M^3	P^2M^3
KTA 14	L	14,3	16,8	14,4	20,7	24	23,4	47,4	66,5	110,5
	l	14	16,3	18,5	21	23,3	22,3	—	—	—
KTA 185	L	—	—	15,2	22	—	—	—	—	—
	l	—	—	19,7	21,2	—	—	—	—	—

TABLEAU VIII. — Dimensions des dentures inférieures de *P. laticeps* de KTAB.

		P_2	P_3	P_4	M_1	M_2	M_3	P_2P_4	D_3	D_4
KTA 11	L	—	—	—	19,8	22,5	—	—	12,7	22
	l	—	—	—	12,5	12,5	—	—	7,3	9
KTA 159	L	—	—	—	19,5	22,5	—	—	12,4	21,8
	l	—	—	—	12,2	12,2	—	—	—	9,7
KTA 119	L	—	—	16,1	16	19,1	—	—	—	—
	l	—	—	9,2	12,3	13,4	—	—	—	—
KTA 147	L	—	—	—	—	—	26,6	—	—	—
	l	—	—	—	—	—	12,4	—	—	—
KTB 82	L	10,8	12,8	16,2	16	20	—	38,9	—	—
	l	5,8	8,5	9,8	12,7	13,7	—	—	—	—
KTB 84	L	—	—	—	—	—	24,8	—	—	—
	l	—	—	—	—	—	11,8	—	—	—

		M^1	M^2	D^3	D^4
KTA 12	L	20,6	23,3	16,6	18
	l	19,1	20	13,1	15,5
KTA 13	L	21,4	24,2	15,5	18,3
	l	20	21,5	14,4	16,2

TABLEAU IX. — Dimensions des dentures inférieures de ?*Oioceros wegneri*.

		P_3	P_4	M_1	M_2
KTA 187	L	—	12,3	13,3	16,2
	l	—	7,1	9	9,8
KTB 70	L	11,1	12,3	—	16,2
	l	6,5	7,5	—	10,3

TABLEAU X. — Dimensions des dentures de *Gazella* sp. de KTAB.

		P_2	P_3	P_4	M_1	M_2	M_3	P_2P_4	M_1M_3	P_2M_3
KTB 65	L	—	7,5	8,6	9,9	10,5	14,7	—	34,5	—
	l	—	4,4	—	6,4	6,4	5,9	—	—	—
KTB 66	L	5,1	7,5	9,1	9,2	11,1	14,4	20,6	34,8	54,8
	l	3	4,2	—	6,2	6,3	5,9	—	—	—
KTB 67	L	5	6,4	7,6	—	—	—	19,3	—	—
	l	3,4	4,6	5,2	—	—	—	—	—	—
KTB 73	L	—	—	—	9	11,1	—	—	—	—
	l	—	—	—	6,5	6,7	—	—	—	—
KTA 118	L	—	—	—	—	10,9	14,4	—	—	—
	l	—	—	—	—	6,5	5,8	—	—	
KTA 143	L	—	8,3	9	9,8	11,4	16,9	—	37,7	
	l	—	4,6	5,7	6,4	7	7	—	—	
KTA 144	L	—	7,4	8,6	9,3	11,3	15,2	—	36	
	l	—	4,1	4,6	5,8	6,3	5,9	—	—	
KTA 160	L	—	—	—	8,7	10,5	14,6	—	33,8	
	l	—	—	—	6,2	6,3	5,9	—	—	—
KTA 183	L	—	—	—	—	10	14,2	—	—	—
	l	—	—	—	—	6,6	6,7	—	—	—

		P^2	P^3	P^4	M^1	M^2	M^3	P^2P^4	M^1M^3	P^2M^3
KTA 146	L	8	7,5	7,1	10,2	12,1	11,8	22,5	32,8	53
	l	6	7,1	8,2	9,3	11	10,1	—	—	—
KTB 68	L	—	8	7,7	10,1	11,2	10,6	—	31,2	—
	l	—	6,7	7,5	10	11,1	9,8	—	—	—

TABLEAU XI. — Dimensions des dentures de Bovidae indéterminés.

		P_2	P_3	P_4
KTA 116	L	13	14,9	17,1
	l	7	11,1	12,1
KTA 154	L	—	16,2	19
	l	—	10,5	12

PLANCHE I

Criotherium argalioides

1. — KTD 197 - crâne, vue postérieure (× 1/2).

2. — KTD 125 - mandibule P_3-M_3, vue labiale (× 2/3).

3. — KTD 198 - métatarsien (× 2/3).

1 : KTD 197 - skull, posterior view (× 1/2) ; 2 : KTD 125 - mandible P_3-M_3, buccal view (× 2/3) ; 3 : KTD 198 - metatarsal (× 2/3).

PLANCHE I

PLANCHE II

? *Palaeoreas* cf. *elegans*

1. — KTD 101 - massacre, a : vue frontale (× 2/3) ; b : vue médiale (× 1/2).

2. — KTD 161 - massacre, vue frontale (× 1/2).

3. — KTD 102 - massacre, vue frontale (× 1/3).

1 : KTD 101 - frontlet, a : frontal view (× 2/3) ; b : medial view (× 1/2) ; 2 : KTD 161 - frontlet, frontal view (× 1/2) ; 3 : KTD 102 - frontlet, frontal view (× 1/3).

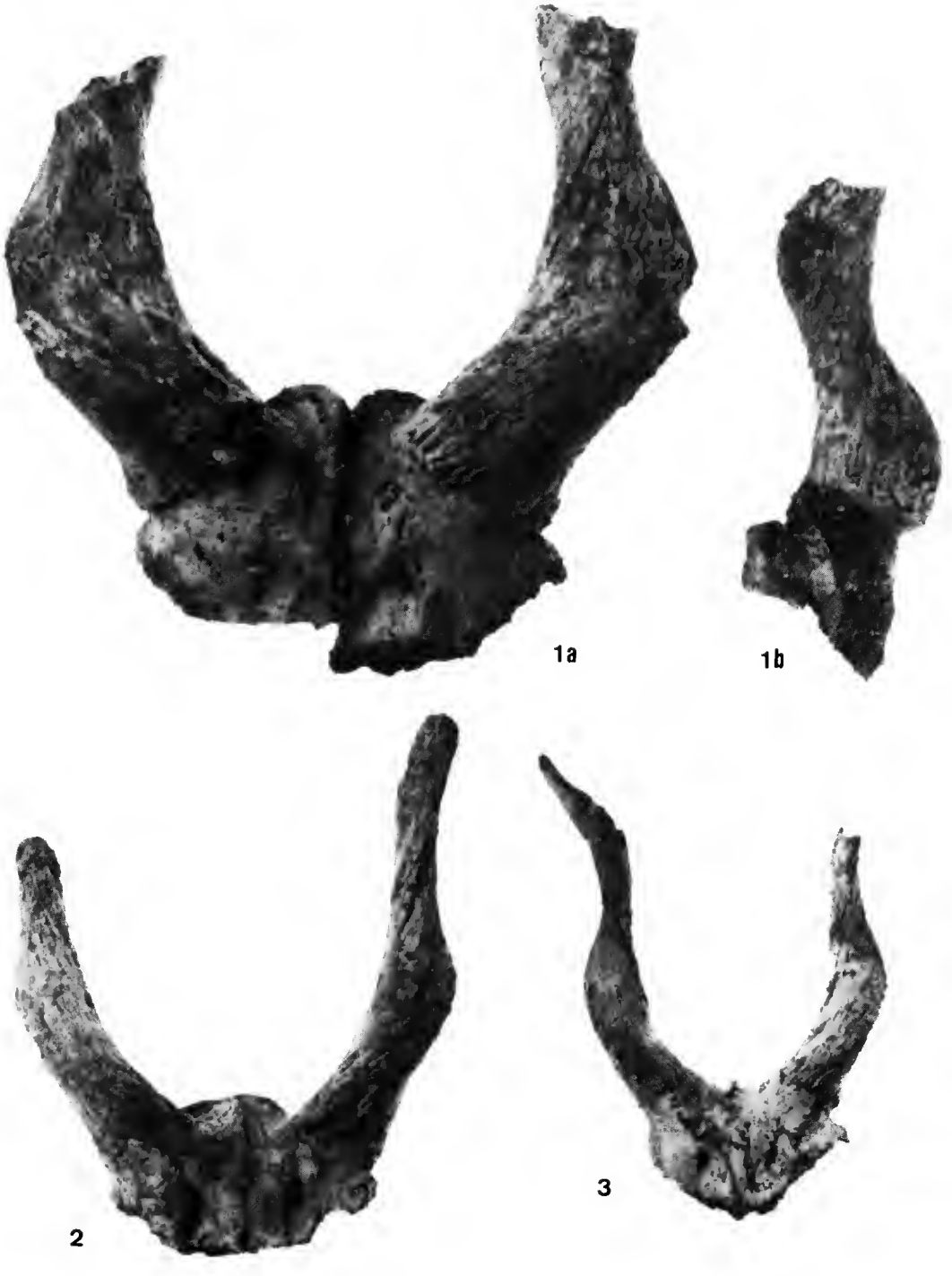


PLANCHE II

PLANCHE III

Gazella sp.

1. — KTD 181 - massacre (× 1).

2. — KTD 165 - cheville droite (× 1), a : vue latérale ; b : vue frontale ; c : vue médiale.

1 *: KTD 181 - frontlet (× 1) ; 2 : KTD 165 - right horn core (× 1), a : lateral view ; b : frontal view ; c : medial view.*

PLANCHE III

PLANCHE IV

1. — *Protoryx parvidens* KTD 186 - cheville gauche (× 2/3), a : vue latérale ; b : vue frontale ; c : vue médiale.

2. — *Palaeoryx* sp. KTA 14 - maxillaire P^2-M^3 gauche (× 1), a : vue occlusale ; b : vue latérale.

1 : Protoryx parvidens *KTD 186 - left horn core (× 2/3), a : lateral view ; b : frontal view ; c : medial view ; 2 :* Palaeoryx *sp. KTA 14 - left maxilla P^2-M^3 (× 1), a : occlusal view ; b : lateral view.*

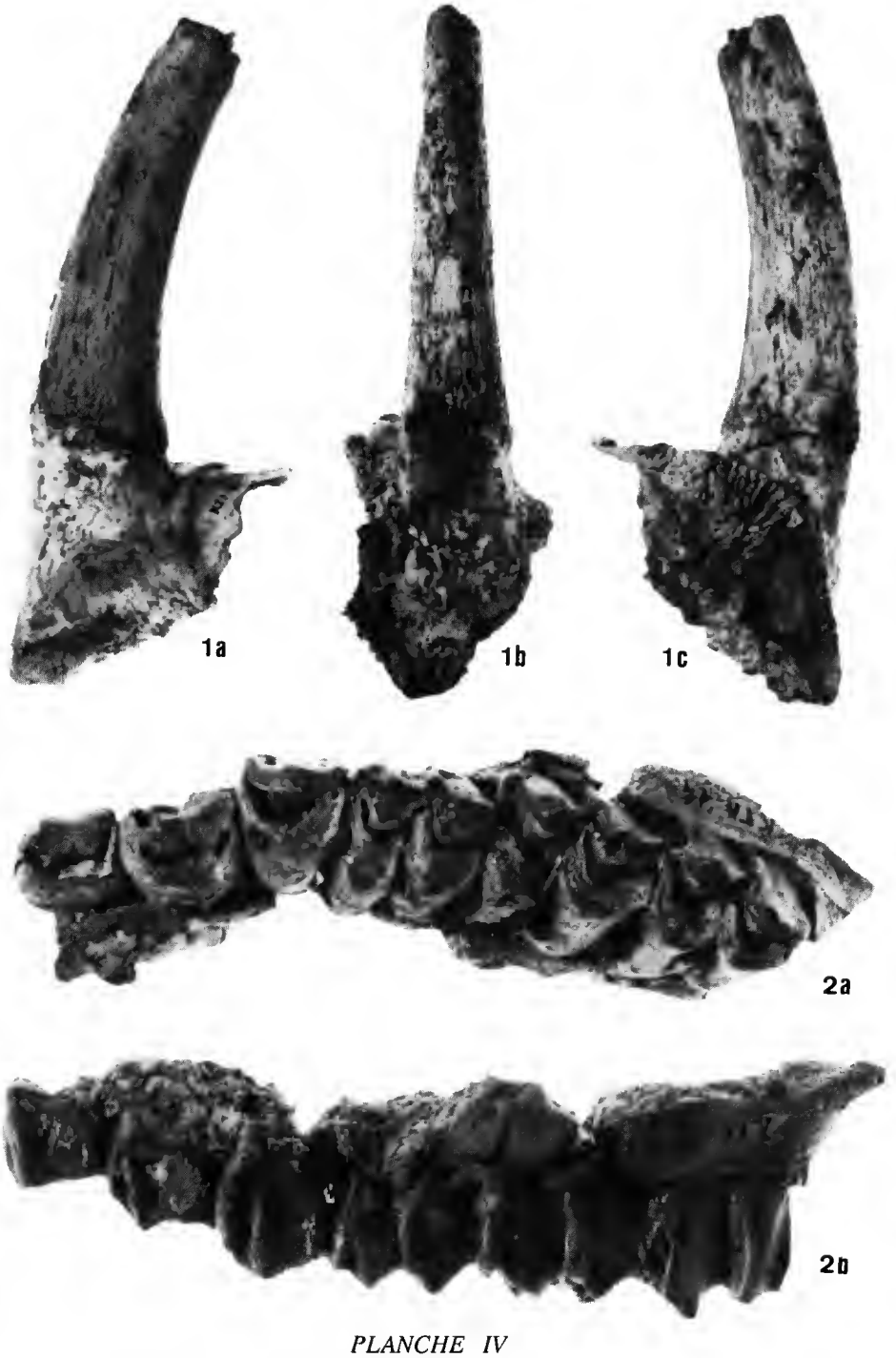


PLANCHE IV

PLANCHE V

Protoryx laticeps

1. — KTB 82 - mandibule gauche P_2-M_2 (× 1), vue linguale ;

2. — KTA 18 - Cheville droite (× 1/2), a : vue médiale ; b : vue frontale ; c : vue latérale.

1 : KTB 82 - left mandible P_2-M_2 (× 1), lingual view ; 2 : KTA 18 - Right horn core (× 1/2), a : medial view ; b : frontal view ; c : lateral view.

1

2a

2b

2c

PLANCHE V

PLANCHE VI

1. — ? *Palaeoryx* sp. KTA 15 - mandibule droite P_2-M_3 (× 2/3).

2. — *Protoryx laticeps* KTB 82 - mandibule gauche P_2-M_2 (× 1) (même spécimen que pl. V, 1), vue latérale.

3. — *Gazella* sp. KTA 27 - cheville gauche (× 1), vue médiale.

4. — ? *Oioceros wegneri* KTA 187 - mandibule gauche P_4-M_2 (× 1).

1 : ? Palaeoryx *sp. KTA 15 - right mandible P_2-M_3 (× 2/3) ; 2 :* Protoryx laticeps *KTB 82 - left mandible P_2-M_2 (× 1) (same specimen Pl. 5, fig. 1), lateral view ; 3 :* Gazella *sp. KTA 27 - left horn core (× 1), medial view ; 4 : ?* Oioceros wegneri *KTA 187 - left mandible P_4-M_2 (× 1).*

PLANCHE VI

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994,
section C, n° 1 : 211-223.

Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie : 10. Biogéochimie isotopique

par Hervé BOCHERENS, Marc FIZET, André MARIOTTI,
Georges BELLON et Jacques P. BOREL

Résumé. — Les abondances isotopiques naturelles en carbone de carbonate hydroxylapatite d'émail de mammifères herbivores des sites Miocène supérieur de Kemiklitepe indiquent une végétation exclusivement composée de plantes à photosynthèse en C_3. Ces valeurs suggèrent un milieu de vie plus forestier pour les mastodontes que pour les hipparions et le giraffidé *Samotherium*. Les plantes à photosynthèse en C_4 sont absentes de l'environnement de ce site, alors qu'elles sont présentes en Amérique du Nord, en Afrique de l'Est et au Pakistan à la même époque. La matière organique extraite d'os fossiles de ces sites contient de faibles teneurs en hydroxyproline, ce qui indique qu'elle provient au moins partiellement de collagène, mais la composition globale en acides aminés est généralement éloignée de celle du collagène ou de protéines non collagéniques de l'os, ce qui suggère une contamination d'origine extérieure à l'os. Seul un échantillon de mastodonte a fourni une matière organique dont la valeur isotopique en carbone est interprétable d'un point de vue paléoécologique, cette valeur confirme une nourriture composée exclusivement de plantes en C_3.

Abstract. — Natural carbon isotopic abundances in enamel carbonate hydroxylapatite of herbivorous mammals from Kemiklitepe upper Miocene localities indicate that the vegetation consisted exclusively of C_3-plants. These isotopic values suggest a more forested environment for the mastodonts than for the hipparions and for the giraffid *Samotherium*. C_4-plants are not present in the environment of these localities, whereas they are recorded in North America, East Africa and Pakistan at the same time. The organic matter extracted from fossil bones from these localities contains little amounts of hydroxyproline This suggests that at least part of this organic matter comes from collagen, but the global amino acid composition is in most cases different from that of collagen or of bone non-collagenic proteins and suggests an extraneous contamination. Only one mastodont specimen provided some organic matter with a carbon isotopic composition reliable for paleoecological interpretation; this value confirms a diet composed exclusively of C_3-plants.

H. BOCHERENS, M. FIZET et A. MARIOTTI, *Laboratoire de Biogéochimie Isotopique, Université P. et M. Curie (PARIS 6), B. 120, 4, place Jussieu, F-75252 Paris cedex 05.*

H. BOCHERENS, *Geophysical Laboratory, Carnegie Institution of Washington, 5251 Broad Branch Road N.W., Washington, D.C., 20015-1305 (USA).*

G. BELLON et J.P. BOREL, *Laboratoire de Biochimie Médicale, Université de Reims-Champagne-Ardenne, 51, rue Cognacq-Jay, F-51095 Reims cedex.*

INTRODUCTION

Les mesures d'abondances isotopiques en carbone et en oxygène des tissus minéralisés des vertébrés (os et dents) actuels et fossiles fournissent des renseignements sur leur régime alimentaire et leur environnement. Les abondances isotopiques en carbone dans le collagène et dans la fraction carbonatée de la phase minérale (carbonate hydroxylapatite) permettent de distinguer très nettement les mangeurs de plantes en C_3, qui sont tous les arbres et les plantes herbacées de milieux froids et tempérés, des mangeurs de plantes en C_4, qui sont les plantes herbacées de milieux tropicaux (DENIRO et EPSTEIN, 1978 ; SCHOENINGER et DENIRO, 1984 ; AMBROSE et DENIRO, 1986 ; LEE-THORP, 1989 ; LEE-THORP *et al.*, 1989a, 1989b). De plus, la différence entre l'abondance isotopique en carbone du collagène et celle de la carbonate hydroxylapatite varie selon le niveau trophique de l'animal (KRUEGER et SULLIVAN, 1984 ; LEE-THORP, 1989 ; LEE-THORP *et al.*, 1989a) et son métabolisme (BOCHERENS *et al.*, 1993). Les abondances isotopiques en oxygène de la carbonate hydroxylapatite dépendent essentiellement de celles des précipitations (KOCH *et al.*, 1989), donc de la température (YURTSEVER et GAT, 1981). Le type de plantes consommées (à photosynthèse en C_3 ou en C_4) a également une influence, les abondances isotopiques étant plus élevées chez les plantes en C_4 que chez celles en C_3 (KOCH *et al.*, 1990).

La préservation des abondances isotopiques dans les fossiles est bien sûr indispensable pour réaliser des interprétations paléoécologiques à partir des valeurs mesurées. En ce qui concerne la matière organique, il est établi que les valeurs isotopiques mesurées sont celles de l'animal "in vivo" si la composition en acides aminés de la matière organique extraite d'un fossile est bien celle du collagène, quelle que soit la quantité préservée (BOCHERENS *et al.*, 1991a, 1991b). Dans le cas de carbonate hydroxylapatite d'émail, la comparaison des valeurs obtenues pour une même espèce, mesurées sur des échantillons dont l'âge varie du présent à 3 millions d'années, montre une conservation des valeurs de $\delta^{13}C$ (LEE-THORP et VAN DER MERWE, 1987). Les valeurs isotopiques d'émail résistent beaucoup mieux à l'altération lors de la diagenèse que celles de l'os. Des mesures effectuées sur des ours, des carnivores et des herbivores du Pléistocène de France confirment cette conservation des valeurs isotopiques dans la carbonate hydroxylapatite de l'émail de mammifères fossiles (BOCHERENS *et al.*, 1993). Une étude menée sur une séquence sédimentaire continentale remontant jusqu'à 16 millions d'années au Pakistan montre l'évolution parallèle des valeurs de $\delta^{13}C$ entre la matière organique et les carbonates des paléosols, et la carbonate hydroxylapatite de l'émail dentaire, ce qui suggère très fortement une conservation des valeurs isotopiques en carbone dans ces trois types de matériel (QUADE *et al.*, 1992). Les résultats obtenus par KOCH *et al.* (1990) sur du matériel comparable datant de la limite Paléocène-Éocène suggèrent également fortement la préservation des signaux isotopiques dans les carbonates de paléosols et l'émail dentaire pour des fossiles de cet âge.

Dans le cadre des études de paléoécologie continentale au moyen de la biogéochimie isotopique, les sites de Kemiklitepe présentent les intérêts suivants :

— leur âge, Turolien inférieur à moyen (7,5 à 6 M.a. : BONIS *et al.*, ce volume), qui correspond à la période de mise en place des écosystèmes à plantes en C_4 au Pakistan et en Amérique du Nord (CERLING *et al.*, 1993) ;

— leur faune dont la composition est variée, avec des espèces d'herbivores supposés mangeurs de feuilles de plantes à photosynthèse en C_3 et des espèces d'herbivores supposés mangeurs d'herbes, qui potentiellement peuvent être à photosynthèse en C_4 ;

— enfin, la préservation morphologique des os et des dents qui est d'apparence très bonne, ce qui permet d'envisager l'étude de la préservation de la matière organique et l'utilisation des signaux isotopiques pour l'étude paléoécologique du site.

MÉTHODES D'ÉTUDES

Pour l'extraction de la matière organique, les échantillons sont soigneusement nettoyés par grattage avant d'être broyés et tamisés jusqu'à l'obtention d'une poudre de granulométrie inférieure à 0,7 mm. Après une attaque de la poudre par HCl 1M à température ambiante pendant 20 minutes, le culot de centrifugation insoluble est placé dans une solution de NaOH 0,125 M pendant 20 heures à température ambiante. Après centrifugation, le culot est placé à 100 °C dans une solution d'HCl 10^{2} M pendant 17 heures. La solution est débarrassée des éléments insolubles par centrifugation et lyophylisée.

Pour l'analyse de la composition en acides aminés, l'échantillon est hydrolysé dans HCl 6N à 100 °C pendant 18 heures. Les acides aminés non iminés sont séparés et dosés par chromatographie et spectrophotométrie après réaction avec la ninhydrine sur un analyseur automatique d'acides aminés. Une analyse précise de la quantité de proline et d'hydroxyproline est réalisée selon une méthode fluorométrique, après dérivatisation des fonctions amines secondaires (proline et hydroxyproline) avec le réactif NBD-Cl (7-chloro-4-nitrobenzo-2-oxa-1,3-diazole : BISKER *et al.*, 1982 ; BELLON *et al.*, 1982, 1983).

La préparation de la carbonate hydroxylapatite est réalisée en s'inspirant du protocole utilisé par LEE-THORP (1989). La matière organique est détruite par de l'hypochlorite de sodium à 2-3 % pendant 20 heures. Après rinçage, la poudre inorganique est traitée par une solution tampon d'acide acétique 1 M à la température du laboratoire, pendant 1 à 2 jours, ce qui permet d'éliminer les carbonates exogènes éventuellement présents (BOCHERENS *et al.*, 1991a). L'utilisation d'une solution tampon au lieu d'une solution d'acide acétique 1 M tel que décrit par LEE-THORP (1989) permet de limiter les pertes de l'échantillon et néanmoins de le débarrasser complètement des carbonates.

Pour les mesures d'abondances isotopiques, les échantillons de matière organique subissent une combustion directe sous vide en présence d'oxygène puis les gaz obtenus sont séparés et le CO_2 purifié cryogéniquement. La carbonate hydroxylapatite est attaquée par de l'acide orthophosphorique à 100 % sous vide (30 minutes d'équilibration à 25 °C avant réaction puis 3 jours de réaction à 25 °C) et le CO_2 libéré est piégé sur une ligne à piégeage cryogénique utilisée pour les carbonates habituels (MACCREA, 1950). Les teneurs en ^{13}C et ^{18}O sont mesurées sur un spectromètre de masse isotopique (VG Sira 9) par comparaison avec un étalon. Les abondances isotopiques s'expriment en $\delta^{13}C$ *versus* l'étalon international PDB et $\delta^{18}O$ *versus* l'étalon international SMOW :

$$\delta^{13}C\,‰ = \frac{{}^{13}R_{échantillon} - {}^{13}R_{étalon}}{{}^{13}R_{étalon}} \cdot 1000$$

$$\delta^{18}O\,‰ = \frac{{}^{18}R_{échantillon} - {}^{18}R_{étalon}}{{}^{18}R_{étalon}} \cdot 1000$$

R représente respectivement les rapports isotopiques suivants : $^{13}R = {}^{13}C/{}^{12}C$ et $^{18}R = {}^{18}O/{}^{16}O$.

La formule de correction utilisée pour les valeurs de $\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$ de carbonate hydroxylapatite fournies par le spectromètre de masse est celle de la calcite. En effet, le fractionnement isotopique entre le CO_3 de la carbonate hydroxylapatite et le CO_2 gazeux récupéré est inconnu (KOCH *et al.*, 1989), ces derniers auteurs utilisent donc la formule de correction standard pour $CaCO_3$. Des auteurs travaillant sur des phosphates d'atolls utilisent également les valeurs de fractionnement de la calcite pour calculer la valeur de $\delta^{18}O$ de l'oxygène du CO_2 (AHARON et VEEH, 1984).

RÉSULTATS

Matière organique

Les valeurs des rendements d'extraction en $mg.g^{-1}$ (rapport du poids de matière extraite sur le poids sec de fossile) ont peu d'intérêt en raison de la présence de sels inorganiques dans le résidu d'extraction (AMBROSE, 1990 ; BOCHERENS, 1992). Nous nous intéresserons donc aux teneurs en matière organique mesurées à partir des teneurs réelles en acides aminés dans le résidu d'extraction. Pour les deux fossiles 28802 et 29901, ces teneurs sont faibles (13,8 et 380,3 $nmol.g^{-1}$), celle de l'échantillon 29901 étant cependant nettement plus élevée que celle de l'échantillon 28802. Dans ce dernier cas, la teneur en acides aminés extraits du fossile est du même ordre de grandeur que dans le sédiment de sa gangue (28851). Ce fossile 28800 non traité contient une quantité beaucoup plus importante d'acides aminés (4710 $nmol.g^{-1}$) que ce qui en a été extrait par traitement par HCl et NaOH, ce qui montre que ce traitement élimine une grande partie de la matière organique du fossile.

L'analyse de la composition en acides aminés du résidu extrait des fossiles permet de connaître la nature de cette matière organique et de voir si elle contient des restes de collagène, dont la composition en acides aminés est très spécifique (~33 % de glycine, 10 % de proline et 10 % d'hydroxyproline, qui ne se trouve pratiquement que dans le collagène). La matière extraite par HCl et NaOH du mastodonte (28801 et 28802) présente une composition en acides aminés plus proche de celle du collagène (notamment par sa teneur en glycine élevée et la présence d'hydroxyproline) que celle extraite du même fossile sans traitement préalable (28800). Ceci montre que le procédé d'extraction de la matière organique utilisé retient préférentiellement les acides aminés caractéristiques du collagène et élimine donc les produits de contamination non collagéniques. Par exemple, la sérine, acide aminé peu abondant dans le collagène mais pouvant être apporté par les eaux du sol ou la sueur humaine (VAN KLINKEN et MOOK, 1990), est présente en grandes quantités dans le fossile non traité (28800) mais diminue fortement après traitement par HCl et NaOH (dans 28801 et 28802). La comparaison de la composition en acides aminés de la matière organique extraite par HCl et NaOH de différents échantillons fossiles du site montre que celle extraite du mastodonte présente une composition en acides aminés plus proche de celle du collagène que celles de l'hipparion 30002 et du giraffidé 29901 (fig. 1 et tabl. I). On note cependant une certaine hétérogénéité des teneurs en acides aminés entre les deux extractions effectuées sur deux portions du même os de mastodonte (28801 et 28802). L'hipparion 30002 présente une faible teneur en hydroxyproline, ce qui indique qu'une partie de ses acides aminés provient bien du collagène, mais la teneur en glycine est nettement plus faible que celle du collagène ; sa composition en acides aminés se rapproche en fait assez nettement de celle des protéines non collagéniques de l'os (HARE, 1980). La composition en acides aminés de la matière organique extraite du giraffidé (29901) est bien différente de celle du collagène, notamment par la forte abondance en acide aspartique, nettement supérieure à celle de la glycine. Sa composition en acides

TABLEAU I. — Compositions en acides aminés, rendements d'extraction et valeurs de $\delta^{13}C$ des matières organiques extraites d'échantillons de Kemiklitepe. (Légende des acides aminés : voir figure 1.)

Amino acid compositions, extraction yields and $\delta^{13}C$ values of organic matters from samples from Kemiklitepe. (Keys for amino acids : see figure 1.)

Acides aminés	*Choerolophodon* sp. non traité (28800)	(28801)	(28802)	*Hipparion* (30002)	*Hipparion* (30201)	Giraffidé (29901)	Sédiment traité par HCl (28851)
HYP	0	15	9	17	n.d.	3	11
ASP	72	84	160	128	n.d.	232	143
THR	75	63	96	59	n.d.	62	68
SER	323	112	88	68	n.d.	64	145
GLU	43	105	96	108	n.d.	103	125
PRO	0	76,1	45	62	n.d.	24	26
GLY	255	259	184	152	n.d.	163	188
ALA	85	112	112	128	n.d.	128	80
VAL	36	0	56	51	n.d.	55	48
MET	0	0	0,8	0	n.d.	0	0
ILEU	17	0	24	33	n.d.	29	16
LEU	17	42	48	70	n.d.	60	29
TYR	13	0	5	13	n.d.	17	7
PHE	4	0	24	30	n.d.	28	23
HYL	0	0	0	0	n.d.	0	0
LYS	15	42	24	34	n.d.	17	19
HIS	47	35	6	11	n.d.	4	26
ARG	0	56	20	36	n.d.	16	32
Rendement d'extraction ($mg.g^{-1}$)	n.d.	1,2	1,1	6,0	4,7	10,6	6,2
Rendement d'extraction ($nmol.g^{-1}$)	4710	n.d.	13,8	n.d.	n.d.	380,3	21,8
$\delta^{13}C$ (‰)	n.d.	- 19,5	n.d.	- 26,8	- 26,4	- 25,0	- 27,0

aminés est également différente de celle des protéines non collagéniques de l'os (fig. 1). On pourrait en effet s'attendre pour des fossiles ayant livré une matière organique à composition en acides aminés différente de celle du collagène à une origine dans les protéines non collagéniques de l'os, nettement moins abondantes dans l'os frais mais plus fortement fixées à la phase minérale (MASTERS, 1987). De plus, les matières organiques extraites de l'hipparion et du giraffidé présentent une abondance relative assez élevée en tyrosine alors que le collagène extrait d'os actuel en contient très peu et que cet acide aminé est généralement absent du "collagène" extrait de fossiles d'âge Pléistocène qui présentent par ailleurs une composition en acides aminés très proche de celle du collagène frais (BOCHERENS *et al.*, 1991a, 1991b). La présence de tyrosine dans les fossiles de Kemiklitepe semble donc indiquer une contamination par des acides aminés d'origine extérieure à l'os. La matière organique extraite du sédiment (28851) par la même méthode que celle utilisée pour les fossiles présente une teneur en glycine plus élevée que celles de l'hipparion 30002 et du giraffidé 29901, ce qui confirme la mauvaise qualité de la matière organique extraite de ces deux derniers échantillons d'os fossiles.

Dans tous les cas étudiés pour les sites de Kemiklitepe, on observe une teneur relative en acides aminés (acides aspartique et glutamique) plus élevée dans les os fossiles que dans le collagène

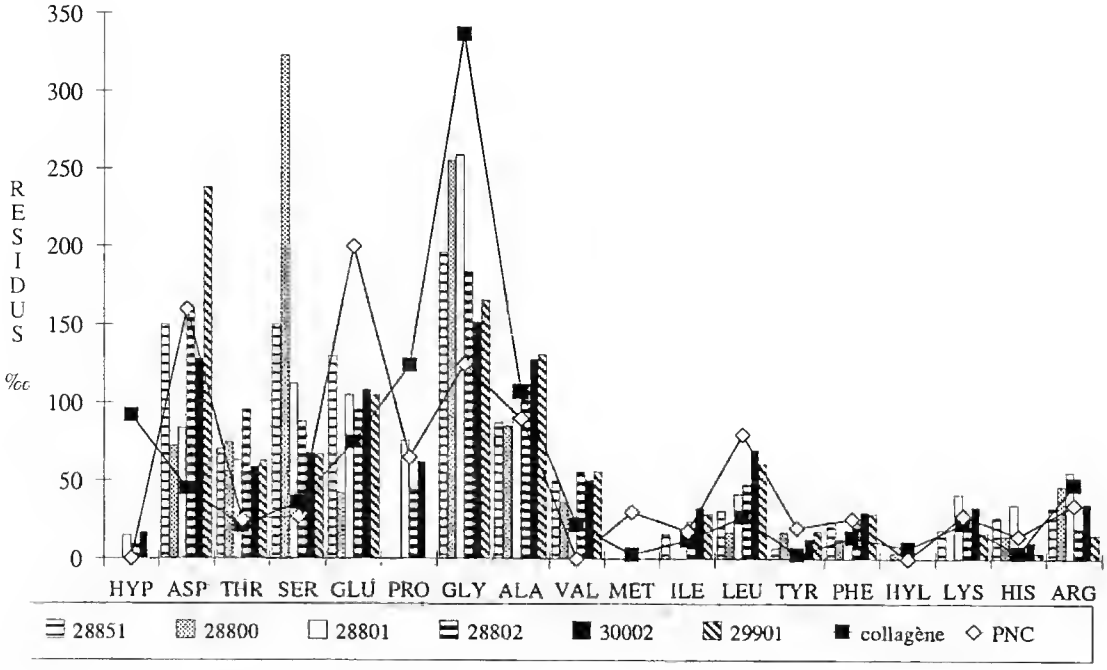


FIG. 1. — Composition en acides aminés de la matière organique extraite d'échantillons de Kemiklitepe. 28851 = sédiment traité par HCl ; 28800 = *Choerolophodon* sp. non traité ; 28801 et 28802 = matière organique extraite de l'échantillon 28800 par HCl et NaOH ; 30002 = *Hipparion* sp. ; 29901 = giraffidé. Le collagène actuel a été extrait d'un os de renard. PNC = protéines non collagéniques de l'os (d'après HARE, 1980). HYP = hydroxyproline ; ASP = acide aspartique ; THR = thréonine ; SER = sérine ; GLU = acide glutamique ; PRO = proline ; GLY = glycine ; ALA = alanine ; VAL = valine ; MET = méthionine ; ILE = isoleucine ; LEU = leucine ; TYR = tyrosine ; PHE = phenylalanine ; HYL = hydroxylysine ; LYS = lysine ; HIS = histidine ; ARG = arginine.

Amino acid composition of organic matter extracted from Kemiklitepe (Turkey) samples. 28851 = sediment treated by HCl ; 28800 = Choerolophodon *sp. not treated ; 28801 and 28802 = organic matter extracted by HCl and NaOH from the sample #28800 ; 30002 =* Hipparion *sp. ; 29901 = giraffid. Recent collagen has been extracted from fox bone, PNC : non-collagenous proteins (HARE, 1980). HYP = hydroxyproline ; ASP = aspartic acid ; THR = threonine ; SER = serine ; GLU = glutamic acid ; PRO = proline ; GLY = glycine ; ALA = alanine ; VAL = valine ; MET = methionine ; ILE = isoleucine ; LEU = leucine ; TYR = tyrosine ; PHE = phenylolonine ; HYL = hydroxylysine ; LYS = lysine ; HIS = histidine ; ARG = arginine.*

osseux actuel, mais plus basses que pour les protéines non collagéniques de l'os, sauf pour l'échantillon 29901. Or ces acides aminés ont une affinité particulière pour l'hydroxylapatite en raison de leur caractère acide (MORENO *et al.*, 1984). De plus, tous les échantillons étudiés présentent une teneur en sérine et thréonine plus élevée que les protéines de l'os. La matière organique extraite par HCl et NaOH du sédiment et celle extraite sans prétraitement du fossile de mastodonte sont d'ailleurs particulièrement riches en sérine. Ces acides aminés proviennent très probablement d'une contamination extérieure à l'os.

Il apparaît que l'échantillon contenant la plus grande quantité d'acides aminés (29901) après traitement par HCl et NaOH est celui dont la composition en acides aminés est la plus éloignée de celle du collagène et qui montre le plus de signes de contamination. Il apparaît donc qu'une relative-

ment forte teneur en acides aminés dans un fossile n'est pas une garantie de trouver une matière organique de composition proche de celle du collagène.

Valeurs de $\delta^{13}C$ de la matière organique

Les valeurs de $\delta^{13}C$ mesurées sur les matières organiques extraites des échantillons par HCl et NaOH sont similaires entre le sédiment (28851) et les fossiles dont la composition en acides aminés s'éloigne de celle du collagène (tabl. I : -27,0 ‰ pour le sédiment 28851 et -26,8 à -24,8 ‰ pour les hipparions 30002 et 30201 et le giraffidé 29901). Au contraire, la valeur de $\delta^{13}C$ de la matière organique extraite par HCl et NaOH de l'échantillon de mastodonte 28801 (-19,5 ‰) est bien différente de ces dernières. La valeur de $\delta^{13}C$ de la matière organique osseuse de ce mastodonte est tout à fait similaire à celle du collagène de mangeurs de plantes en C_3 actuels ou fossiles (AMBROSE *et al.*, 1986 ; BOCHERENS et MARIOTTI, 1992). Pour compléter l'interprétation paléoécologique de ce site, nous avons étudié les abondances isotopiques en carbone et en oxygène de carbonate hydroxylapatite d'émail dentaire de certains fossiles et du sédiment (tabl. II et fig. 2).

TABLEAU II. — Valeurs de $\delta^{13}C$ et de $\delta^{18}O$ de la carbonate hydroxylapatite de l'émail de mammifères et de sédiment du Miocène supérieur de Kemiklitepe.

Carbonate hydroxylapatite $\delta^{13}C$ and $\delta^{18}O$ values from Upper Miocene mammals enamel and sediment from Kemiklitepe.

Échantillons	$\delta^{13}C_{/PDB}$	$\delta^{18}O_{/SMOW}$	Couche
Sédiment non traité	-8,1	21,8	KTB
Sédiment traité à l'hypochlorite de sodium	-8,2	21,5	KTB
Concrétion carbonatée de paléosol (27000)	-7,5	21,6	KTA
Choerolophodon sp. (30500)	-11,1	26,6	KTA
Choerolophodon sp. (30700)	-11,3	27,1	KTA
Hipparion sp. (30600)	-9,8	25,7	KTA
Hipparion sp. (61100)	-9,9	27,3	KTA
Hipparion sp. (61900)	-10,5	25,3	KTB
Hipparion sp. (62000)	-11,2	26,1	KTB
Samotherium sp. (61200)	-10,1	27,8	KTA
Bovidé (61300)	-10,9	27,5	KTA
Bovidé (61400)	-10,9	22,9	KTA
Bovidé (62100)	-9,8	27,1	KTD

Valeurs de $\delta^{13}C$ de la carbonate hydroxylapatite d'émail et du sédiment

Le sédiment a été analysé de trois manières différentes : sans traitement, après traitement à l'hypochlorite de sodium pour éliminer la matière organique éventuellement présente, et après un passage dans l'acide acétique 1 M comparable à celui que subissent les échantillons d'émail. Ce dernier échantillon n'a pas fourni de CO_2 après attaque par l'acide orthophosphorique, ce qui montre que ce sont des carbonates qui ont fournit le CO_2 du sédiment et que le prétraitement de nettoyage des échantillons d'émail permet effectivement d'éliminer toute pollution minérale éventuelle. D'après la similitude des valeurs obtenues avec ou sans traitement à l'hypochlorite de sodium, il apparaît que la matière organique ne contribue pratiquement pas au carbone du sédiment. Les valeurs de $\delta^{13}C$ du

sédiment (environ -8 ‰) sont nettement différentes de celles des échantillons d'émail (comprises entre environ -10 et -11 ‰) mais sont proches de la valeur de $\delta^{13}C$ d'un carbonate de paléosol du site analysé (fig. 2).

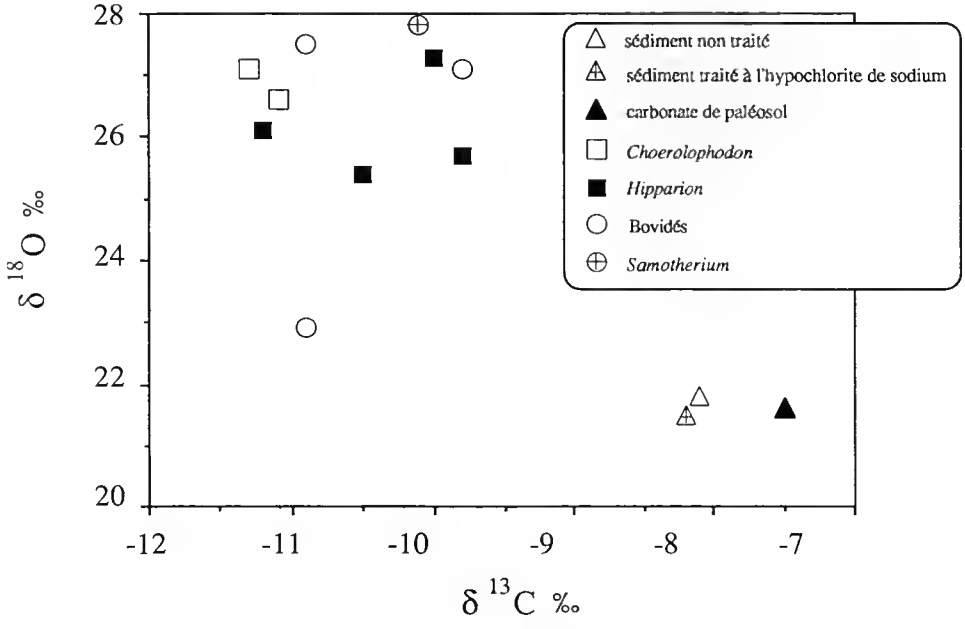


FIG. 2. — Valeurs de $\delta^{13}C$ et de $\delta^{18}O$ des échantillons d'émail et de carbonates des sites de Kemiklitepe.

$\delta^{13}C$ and $\delta^{18}O$ values of enamel and carbonate samples from the Kemiklitepe localities.

DISCUSSION

L'interprétation paléoécologique des abondances isotopiques est surtout basée sur les valeurs mesurées sur la carbonate hydroxylapatite d'émail puisque la plupart des matières organiques extraites n'ont vraisemblablement pas conservé leurs valeurs "in vivo".

Valeurs de $\delta^{13}C$ de la carbonate hydroxylapatite

Les valeurs de $\delta^{13}C$ basses de la carbonate hydroxylapatite chez les herbivores (-9,8 à -11,3 ‰) correspondent à des animaux se nourrissant exclusivement de plantes en C_3 par comparaison avec des valeurs obtenues sur des herbivores actuels (BOCHERENS et MARIOTTI, 1992). Des valeurs très similaires se retrouvent dans l'émail de mammifères herbivores du Pakistan du même âge (QUADE *et al.*, 1992). Comme le genre *Hipparion* est classiquement associé à des milieux ouverts (ALBERDI, 1989), il aurait donc dû consommer des graminées en C_4 si elles avaient été présentes sur

le site. Ce type de plantes était donc absent des sites de Kemiklitepe à cette époque. Des plantes en C_4 sont pourtant connues au Kenya pour des périodes plus anciennes, dans le Miocène moyen de Fort Ternan (RETALLACK *et al.*, 1990), avec peut-être une faible importance écologique (CERLING *et al.*, 1991). Des plantes en C_4 sont par contre écologiquement dominantes au Pakistan et en Amérique du Nord à la même époque (QUADE *et al.*, 1992 ; CERLING *et al.*, 1993). Une végétation de type savane avec des plantes herbacées en C_4 était donc absente du site de Kemiklitepe. La valeur de $\delta^{13}C$ du carbonate de paléosol, si elle n'a pas été modifiée par la diagenèse, ce qui a été montré pour d'autres sites (CERLING et HAY, 1986 ; CERLING *et al.*, 1989), indique également une végétation en C_3 par comparaison avec les valeurs de CERLING *et al.* (1989).

La comparaison des valeurs de $\delta^{13}C$ obtenues sur l'émail de différentes espèces d'herbivores permet d'avancer quelques hypothèses sur leur paléoécologie mais l'absence de plantes en C_4 empêche de distinguer clairement les éventuels mangeurs de feuilles ("browsers") des mangeurs d'herbe ("grazers"). La valeur moyenne de $\delta^{13}C$ est un peu moins négative pour les hipparions (-10,4 ± 0,6 ‰) par rapport aux mastodontes (-11,1 ‰ ± 0,1), ce qui pourrait refléter un milieu plus ouvert pour les premiers et un milieu plus forestier pour les derniers. En effet, le recyclage du CO_2 provenant de la décomposition de la matière organique et appauvri en ^{13}C en milieu forestier entraîne des valeurs de $\delta^{13}C$ plus basses pour les herbivores se nourrissant de plantes de sous-bois (AMBROSE et DENIRO, 1986 ; VAN DER MERWE et MEDINA, 1991). Selon SAVAGE et LONG (1986), les mastodontes étaient essentiellement des mangeurs de feuilles ("browsers") en savanes arborées et malgré le développement des graminées, les mastodontes seraient restés folivores. La valeur de $\delta^{13}C$ du giraffidé *Samotherium* se rapproche plus de celle des hipparions que de celle des mastodontes analysés. Cette constatation est à rapprocher des résultats de l'étude menée par SOLOUNIAS *et al.* (1988) : d'après l'étude de la largeur du museau et des microtraces d'usure dentaire, *Samotherium* se rapproche plus des herbivores mangeurs d'herbe que des mangeurs de feuilles (que sont les giraffidés actuels). Or *Hipparion* est un mangeur d'herbe. Les valeurs isotopiques obtenues ici vont donc dans le même sens que les résultats de SOLOUNIAS *et al.* (1988). Les valeurs des bovidés sont plus dispersées, ce qui pourrait correspondre au fait que les dents analysées appartiennent en fait à différentes espèces aux modes de vie différents.

D'après l'étude de TUNA (1985) sur les dents d'hipparions et sur les éléments de la faune, le milieu de vie à Kemiklitepe était une savane (présence de *Gazella*, *Palaeoreas* et *Tragocerus*) avec des zones forestières (présence d'un ancylothère) et des points d'eau. BONIS *et al.* (ce volume) indiquent une savane humide.

Les valeurs de $\delta^{13}C$ de la carbonate hydroxylapatite des herbivores sont dans l'ensemble moins négatives que celles des mangeurs de plantes en C_3 d'Afrique du Sud actuels présentées par LEE-THORP (1989). Cela ne semble pas dû à la consommation d'une faible proportion de plantes en C_4 car un régime mixte pour les herbivores entraînerait de plus grandes différences entre les spécimens, particulièrement pour les hipparions. Cette différence semble plutôt due à une valeur de $\delta^{13}C$ plus élevée des végétaux à cette époque qu'actuellement ou à un fractionnement isotopique entre la nourriture et la carbonate hydroxylapatite plus élevé que celui indiqué par LEE-THORP (1989). Ceci est tout à fait envisageable des valeurs de $\delta^{13}C$ de carbonate hydroxylapatite mesurées sur des herbivores actuels de zones tempérées et de zones arctiques ; elles sont voisines de -11 ‰ (BOCHERENS et MARIOTTI, 1992). NELSON *et al.* (1985) ont publié des valeurs tout à fait similaires pour des rennes actuels du Groënland. Ces valeurs de $\delta^{13}C$ de l'ordre de -11 ‰ chez des herbivores fossiles correspondent donc très probablement à des valeurs de mangeurs de plantes en C_3, mais sous des conditions écologiques différentes de celles de l'Afrique tropicale actuelle.

Comparaison des valeurs de $\delta^{13}C$ de la carbonate hydroxylapatite et de la matière organique des mastodontes

Les mastodontes sont les seuls représentants de cette faune pour lesquels nous disposons de valeurs fiables de $\delta^{13}C$ à la fois pour la carbonate hydroxylapatite et pour la matière organique. La valeur de la différence entre la moyenne des valeurs de $\delta^{13}C$ pour la carbonate hydroxylapatite et celle de la matière organique est égale à 8,3, ce qui est tout à fait comparable à celles obtenues pour des herbivores actuels de zones tempérées (BOCHERENS et MARIOTTI, 1992), pour des mastodontes nord-américains vieux de 11 000 ans (KRUEGER, 1991) et pour des mammouths du Pléistocène supérieur (BOCHERENS et MARIOTTI, 1992). La cohérence de ces différents résultats nous fournit une forte présomption en faveur de la conservation des valeurs d'abondances isotopiques dans ces tissus fossiles.

Valeurs de $\delta^{18}O$

Les valeurs de $\delta^{18}O$ sont nettement différentes entre les échantillons d'émail d'herbivores et le sédiment. Les valeurs de $\delta^{18}O$ des herbivores sont légèrement plus basses que celles présentées par KOCH *et al.* (1990) pour les mammifères "browsers" du parc d'Amboseli au Kenya. Elles n'indiquent donc pas un climat très chaud pour le site de Kemiklitepe. Elles apparaissent cependant plus élevées en moyenne que celles mesurées par QUADE *et al.* (1992) sur des mammifères herbivores du Miocène du Pakistan. Les valeurs obtenues sur des échantillons des couches KTA et KTB ne présentent aucune différence significative. Il faudrait cependant disposer de plus de valeurs de $\delta^{18}O$ de comparaison pour interpréter ces valeurs d'un point de vue paléoclimatologique. La valeur de $\delta^{18}O$ sensiblement plus basse pour le bovidé 62100 est peut-être liée à la consommation de plantes aquatiques, comme dans le cas de l'hippopotame actuel en Afrique (KOCH *et al.*, 1990).

CONCLUSIONS

Cette étude paléoécologique d'un site continental du Miocène est l'une des premières menées à l'aide des outils de la biogéochimie isotopique portant à la fois sur la matière organique d'os et la carbonate hydroxylapatite d'émail pour un site aussi ancien. Les supports de l'information isotopique sont l'émail dentaire des mammifères, dont le carbonate apparaît assez bien protégé de l'environnement pour conserver les valeurs "in vivo" de l'animal qui l'a synthétisé, et la matière organique des os quand celle-ci a conservé une composition en acides aminés proche de celle du collagène. Dans le site de Kemiklitepe, la préservation apparaît prometteuse en raison de la présence d'hydroxyproline dans la matière organique extraite des fossiles mais la composition globale en acides aminés est généralement sensiblement différente de celle du collagène. Le message isotopique contenu dans cette matière organique ne pourra être interprété que par l'utilisation de techniques d'extraction de la matière organique plus élaborées que celles utilisées jusqu'à présent (BOCHERENS, 1992), ou par une analyse au niveau des acides aminés pris individuellement, comme suggéré par HARE et ESTEP (1983) et HARE *et al.* (1991), notamment grâce au développement du couplage GC-IRMS (chromatographie en phase gazeuse - spectrométrie de masse isotopique).

Les résultats isotopiques obtenus sur la phase minérale de l'émail des mammifères herbivores de ce gisement montrent que les plantes en C_4 étaient absentes du site de Kemiklitepe au Miocène supérieur. L'absence de ce type de végétation est une information intéressante concernant l'évolution des écosystèmes continentaux à cette époque mais elle ne nous permet pas de distinguer sans ambiguité les herbivores forestiers de ceux de milieux ouverts.

Remerciements

Nous tenons à remercier tout particulièrement D. BILLIOU pour sa participation active à l'analyse des échantillons d'émail.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AHARON, P., et H. H. VEEH, 1984. — Isotope studies of insular phosphates explain atoll phosphatization. *Nature*, **309** : 614-617.

ALBERDI, T.-M., 1989. — A review of Old World Hipparionine horses. *In* : D. R. PROTHERO & R. M. SCHOCH (Ed), The evolution of Perissodactyls. Oxford University Press, New York ; 235-261.

AMBROSE, S. H., 1990. — Preparation and characterization of bone and tooth collagen for isotopic analysis. *J. archaeol. Sci.*, **17** : 431-451.

AMBROSE, S. H., et M. J. DENIRO, 1986. — The isotopic ecology of East African mammals. *Oecol.*, (Berlin), **69** : 395-406.

BELLON, G., A. BISKER, F.X. MAQUART, H. THOANES et J. P. BOREL, 1982. — Improved method for the evaluation of 3-hydroxyproline and 4-hydroxyproline in the urine. *J. Chromatogr.*, **230** : 420-426.

BELLON, G., A. MALGRAS, A. RANDOUX et J. P. BOREL, 1983. — Further improvement of the fluorometric assay for hydroxyproline. *J. Chromatogr.*, **278** : 167-172.

BISKER, A., V. PAILLER, A. RANDOUX et J. P. BOREL, 1982. — A new sensitive method for the quantitative evaluation of the hydroxyproline isomers. *Anal. Biochem.*, **122** : 52-57.

BOCHERENS, H., 1992. — Biogéochimie isotopique (^{13}C, ^{15}N, ^{18}O) et paléontologie des Vertébrés : applications à l'étude des réseaux trophiques révolus et des paléoenvironnements. Thèse de Doctorat de l'Université Paris 6, *Mém. Sci. Terre*, n° 92-6, 317 p.

BOCHERENS, H., et A. MARIOTTI, 1992. — Biogéochimie isotopique du carbone dans les os de mammifères actuels et fossiles de zones froides et tempérées. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **315** : 1147-1153.

BOCHERENS, H., M. FIZET et A. MARIOTTI, 1993. — Diet, physiology and ecology of fossil mammals as inferred from stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry : implications for Pleistocene bears. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* (sous presse).

BOCHERENS, H., M. FIZET, A. MARIOTTI, D. BILLIOU, G. BELLON, J. P. BOREL et S. SIMONE, 1991a. — Biogeochimie isotopique (^{13}C, ^{15}N, ^{18}O) et paléoécologie des ours pléistocènes de la Grotte d'Aldène. *Bull. Mus. Anthropol. préhist. Monaco*, **34** : 29-49.

BOCHERENS, H., M. FIZET, A. MARIOTTI, B. LANGE-BADRÉ, B. VANDERMEERSCH, J. P. BOREL et G. BELLON, 1991b. — Isotopic Biogeochemistry (^{13}C, ^{15}N) of fossil vertebrate collagen : implications for the study of fossil food web including Neandertal Man. *J. hum. Evol.*, **20** : 481-492.

BONIS, L. DE, G. BOUVRAIN, D. GERAADS, G. D. KOUFOS, S. SEN et P. TASSY, 1994. — Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe (Turquie) : 11. Bio-chronologie, paléoécologie et relations paléo-biogéographiques. *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 4e sér., **16**, C, (1) : 226-240.

CERLING, T. E., et R. L. HAY, 1986. — An isotopic study of paleosol carbonates from Olduvai Gorge. *Quat. Res.*, **25** : 63-78.

CERLING, T. E., J. QUADE, S. H. AMBROSE, et N. E. SIKES, 1991. — Fossil soils, grasses, and carbon isotopes from Fort Ternan, Kenya : grassland or woodland ? *J. hum. Evol.*, **21** : 295-306.

CERLING, T. E., J. QUADE, Y. WANG et J. R. BOWMAN, 1989. — Carbon isotopes in soils as ecology and palaeoecology indicators. *Nature*, **341** : 138-139.

CERLING, T. E., Y. WANG et J. QUADE, 1993. — Expansion of C4 ecosystems as an indicator of global ecological change in the late Miocene. *Nature*, **361** : 344-345.

DENIRO, M. J., et S. EPSTEIN, 1978. — Carbon isotopic evidence for different feeding patterns in two *Hyrax* species occupying the same habitat. *Science*, **201** : 906-908.

HARE, P. E., 1980. — Organic geochemistry of bone and its relation to the survival of bone in the natural environment. *In* : A. K. BEHRENSMEYER & A. P. HILL (Ed.), Fossils in the making, Vertebrate taphonomy and paleoecology. The University of Chicago Press : 208-219.

HARE, P. E., et M. L. F. ESTEP, 1983. — Carbon and nitrogen isotopic composition of amino acids in modern and fossil collagens. *Annu. Rep. Dir.Geophys. Lab.*, Carnegie Instn. Washington, 1982-1983, Geophysical Laboratory, Washington, D.C., 410-414.

HARE, P. E., M. L. FOGEL, T. W. Jr. STAFFORD, A. D. MITCHELL et T. C. HOERING, 1991. — The isotopic composition of carbon and nitrogen in individual amino acids isolated from modern and fossil proteins. *J. archaeol. Sci.*, **18** : 277-292.

KOCH, P. L., A. K. BEHRENSMEYER, N. TUROSS et M. L. FOGEL, 1990. —Isotopic fidelity during bone weathering and burial. Carnegie Instn. Washington, 1989-1990, Geophysical Laboratory, Washington, D. C. *Annu. Rep. Dir. Geophys. Lab.* : 105-110.

KOCH, P. L., D. C. FISHER et D. DETTMAN, 1989. — Oxygen isotope variation in the tusks of extinct proboscidians : a measure of season of death and seasonality. *Geology*, **17** : 515-519.

KRUEGER, H. W., 1991. — Exchange of carbon with biological apatite. *J. archaeol. Sci.*, **18** : 355-361.

KRUEGER, H. W., et C. H. SULLIVAN, 1984. — Models for carbon isotope fractionation between diet and bone. *In* : J. R. TURNLUND and P. E. JOHNSON (Ed.), Stable Isotopes in Nutrition. *ACS Symposium Series*, **258** : 205-220.

LEE-THORP, J. A., 1989. — Stable carbon isotopes in deep time. The diets of fossil fauna and hominids. Ph. D. Thesis, University of Cape Town, 174 p (non publié).

LEE-THORP, J. A., et N. J. VAN DER MERWE, 1987. — Carbon isotope analysis of fossil bone apatite. *S. Afr. J. Sci.*, **83** : 712-715.

LEE-THORP, J. A., J. C. SEALY et N. J. VAN DER MERWE, 1989a. — Stable carbon isotope ratio differences between bone collagen and bone apatite, and their relationship to diet. *J. archaeol. Sci.*, **16** : 585-599.

LEE-THORP, J. A., N. J. VAN DER MERWE et C. K. BRAIN, 1989b. — Isotopic evidence for dietary differences between two extinct baboon species from Swartkrans. *J. hum. Evol.*, **18** : 183-190.

MASTERS, P. M., 1987. — Preferential preservation of noncollagenous protein during bone diagenesis : implications for chronometric and stable isotopic measurements. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **51** : 3209-3214.

MCCREA, J. M., 1950. — On the isotopic chemistry of carbonates and a paleotemperature scale. *J. Chem. Phys.*, **18** (6) : 849-857.

MORENO, E. C., M. KRESAK et D. I. HAY, 1984. — Adsorption of molecules of biological interest onto hydroxyapatite. *Calcif. Tissue Int.*, **36** : 48-59.

NELSON, B. K., M. J. DENIRO, M. J. SCHOENINGER, D. J. DE PAOLO et P. E. HARE, 1985. — Effects of diagenesis on strontium, carbon, nitrogen and oxygen concentration on isotopic composition of bone. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **50** : 1941-1949.

QUADE, J., T. E. CERLING, J. C. BARRY, M. E. MORGAN, D. R. PILBEAM, A. R. CHIVAS, J. A. LEE-THORP et N. J. VAN DER MERWE, 1992. — A 16-Ma record of paleodiet using carbon and oxygen isotopes in fossil teeth from Pakistan. *Chem. Geol.* (Isotope Geoscience Section), **94** : 183-192.

RETALLACK, G. J., D. P. DUGAS et E. A. BESTLAND, 1990. — Fossil soils and grasses of a middle Miocene East African Grassland. *Science*, **247** : 1325-1328.

SAVAGE, R. J. G., et M. R. LONG, 1986. — Mammal evolution, an illustrated guide. British Museum (Natural History), 258 p.

SCHOENINGER, M. J., et M. J. DENIRO, 1984. — Nitrogen and carbon isotopic composition of bone collagen from marine and terrestrial animals. *Geochim. Cosmochim. Acta,* **48** : 625-639.

SOLOUNIAS, N., M. TEAFORD et A. WALKER, 1988. — Interpreting the diet of extinct ruminants : the case of a non-browsing giraffid. *Paleobiology*, **14** (3) : 283-300.

TUNA, V., 1985. — Kemiklitepe (Usak - Esme) omurgali faunasi Hipparionlarinda odontolojik degisimler. *Türk. Jeol. Kurumu Bül.*, **28** : 47-54.

VAN DER MERWE, N. J., et E. MEDINA, 1991. — The canopy effect, carbon isotope ratios and foodwebs in Amazonia. *J. archaeol. Sci.*, **18** : 249-259.

VAN KLINKEN, G. J., et W. G. MOOK, 1990. — Preparative high-performance chromatographic separation of individual amino acids derived from fossil bone collagen. *Radiocarbon*, **32** (2) : 155-164.

YURTSEVER, Y., et J. R. GAT, 1981. — Atmospheric waters. *In* : J. R. GAT and R. GONFIANTINI (Eds),Stable isotope hydrology : Deuterium and Oxygen-18 in the water cycle. Technical reports series, **210**, IAEA, Vienne : 103-142.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994,
section C, n° 1 : 225-240.

Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie : 11. Biochronologie, paléoécologie et relations paléobiogéographiques

par Louis DE BONIS, Geneviève BOUVRAIN, Denis GERAADS,
Georges D. KOUFOS, Sevket SEN et Pascal TASSY

Résumé. — Les sites fossilifères de Kemiklitepe (Turquie) sont divisés en deux ensembles correspondant respectivement au Turolien inférieur (MN 11) et au Turolien moyen (MN 12). Bien que le nombre d'espèces et, pour chacune d'elle, le nombre minimum d'individus, soient relativement faibles, il est possible d'affirmer que la faune correspond sans doute à un environnement voisin d'une savane relativement humide. Par leur composition, ces faunes sont voisines de celles de Samos (Grèce) et de la Grèce méridionale. Elles sont plus éloignées en revanche de celles d'Iran, à l'est, et de Macédoine à l'ouest.

Mots-clés. — Mammifères, Miocène supérieur, Turquie, biochronologie, paléoenvironnement, paléobiogéographie.

Abstract. — The fossiliferous sites of Kemiklitepe (Turkey) are composed of two sets dated respectively to Early Turolian (MN 11) and Middle Turolian (MN 12). Although the number of species and, for each of them, the minimum number of individuals are low, it is possible to claim that the fauna lived in a paleoenvironment near of a relatively humid savanna. The fauna lists are similar to those of Samos and of southern Greece. They are more different from the faunas of Iran, at east, and Macedonia, at west.

Key words. — Mammals, late Miocene, Turkey, biochronology, paleoenvironment, paleobiogeography.

L. DE BONIS, *Université de Paitiers, Laborataire de Paléantalagie des Vertébrés et Paléontologie Humaine, 86022 Poitiers cedex, France.*

G. BOUVRAIN et S. SEN, *URA 1433 du CNRS, Université P. et M. Curie, Laboratoire de Paléontalogie des Vertébrés, 75252 Paris cedex 05, France.*

D. GERAADS, *URA 49 du CNRS, Musée de l'Hamme et Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, Université P. et M. Curie, 75252 Paris cedex 05, France.*

G. D. KOUFOS, *University of Thessalaniki, Dept. af Gealagy and Physical Geography, 54006 Thessaloniki, Grèce.*

P. TASSY, *URA 12 du CNRS, Université P. et M. Curie, Labaratoire de Paléantologie des Vertébrés, 75252 Paris cedex 05, France.*

INTRODUCTION

Situés sur le plateau anatolien dans la vallée du Méandre, près du petit village de Karaçaahmet entre Izmir et Ankara, les gisements de vertébrés fossiles de Kemiklitepe ont été signalés par YALÇINLAR (1946). Cependant jusqu'ici la faune n'était connue qu'à travers quelques listes (CRUSAFONT, 1957 ; OZANSOY, 1961 ; BECKEN-PLATEN *et al.*, 1975) et la description de dents isolées d'*Hipparion* (TUNA, 1985). De nouvelles fouilles ont permis de reconnaître l'existence de deux niveaux fossilifères principaux, nettement séparés dans la colonne stratigraphique. Le niveau supérieur comprend quatre sites ; d'une part KTA, KTB et KTC, ce dernier n'ayant fourni que quelques ossements fragmentaires sans grand intérêt, et d'autre part le "niveau à *Hystrix*" situé environ un mètre plus bas. KTA et KTB sont situés dans une même couche stratigraphique et séparés par une distance de quelques mètres seulement. Sur le terrain, les fossiles qui en proviennent ont été traités séparément mais dans la suite de cet article ils seront regroupés sous le nom de KTAB. Le niveau inférieur n'est représenté que par le seul site de KTD situé une quinzaine de mètres plus bas dans la colonne stratigraphique et qui contient une faune différente.

Les différents groupes de mammifères ont été étudiés par plusieurs chercheurs et cet article réunit leurs résultats dans le cadre d'une analyse globale de la faune.

I — BIOCHRONOLOGIE

Les faunes des deux niveaux fossilifères ont peu d'espèces communes (5) et encore s'agit-il d'animaux qui perdurent pendant une grande partie du Miocène supérieur comme *Choerolophodon pentelici*, *Palaeotragus rouenii* ou *Ceratotherium neumayri*.

Les Bovidés sont tous différents au niveau spécifique. Il est vraisemblable que ce renouvellement des Bovidés traduit un changement de milieu ainsi qu'une différence dans le temps. Il est plus difficile en revanche d'avancer une hypothèse sur l'âge de ces sites. Certains des Bovidés de KTD (*Protoryx*, *Palaeoreas* et *Gazella*) ressemblent à des formes du Sinap moyen (Vallésien), tout en étant un peu plus évolués. *Criotherium*, très abondant à KTD, n'est connu qu'à Samos et vraisemblablement dès les niveaux les plus inférieurs. Ainsi les Bovidés de KTD inciteraient à attribuer à ce gisement un âge voisin de la limite Vallésien-Turolien. Le niveau de KTAB a livré beaucoup moins de Bovidés et seul *Protoryx laticeps* peut donner une indication chronologique. Cette espèce se retrouve à Samos, où elle proviendrait des niveaux supérieurs, à Kinik (MN 12) et, d'après BOSSCHA-ERDBRINK (1988), dans les sites K1 et K2 de Maragha (upper Maragha). Ainsi la faune de KTAB pourrait se placer dans le Turolien moyen.

Parmi les Giraffidés, seul *P. rouenii* est présent dans les deux niveaux KTA et KTD, mais cette espèce semble à peu près dépourvue de signification chronologique. *Samotherium major* de KTAB est semblable à ceux de Vathylakkos 3, Taskinpasa et de la plupart des collections de Samos. Cette espèce est absente de KTD, où un *Samotherium* ? sp. évoquerait davantage celui des collections de F. MAJOR, qui proviennent sans doute des niveaux les plus anciens de Samos. KTD pourrait donc se situer à la base du Turolien.

Parmi les Rhinocerotidés, *Ceratotherium neumayri* se trouve dans les deux niveaux, mais cette espèce n'a qu'une signification chronologique limitée. Les dimensions des os sont semblables à KTA et KTD. Néanmoins, d'après HEISSIG (1975), la facette fibulaire de l'astragale serait plus étroite au Turolien qu'au Vallésien. Or la même différence semblant distinguer l'astragale de KTA de ceux de KTD, ce dernier site pourrait être situé assez bas dans le Miocène supérieur. Néanmoins, le

Chilotherium de KTD est une forme évoluée du genre et semble donc difficilement compatible avec un âge vallésien. Un âge Turolien inférieur est plus vraisemblable.

Hipparion est plus abondant à KTAB qu'à KTD. Le niveau supérieur a livré *H. mediterraneum*, *H. matthewi* et une troisième espèce qui présente des affinités avec *H. proboscideum*. D'après cette association, ce niveau pourrait appartenir au Turolien moyen ou supérieur (MN 12 ou MN 13). Le niveau inférieur, plus pauvre, a néanmoins fourni *H. mediterraneum* à côté d'une espèce de petite taille dont les restes, trop fragmentaires, n'ont pu être déterminés avec précision ; ces éléments seraient compatibles avec un âge turolien.

Le proboscidien *Choerolophodon pentelici* est plus évolué à KTAB qu'à KTD. Le niveau évolutif des spécimens de KTA-KTB correspond à celui de *C. pentelici* à Pikermi et à Samos (MN 12). Le niveau évolutif des spécimens de KTD se retrouve dans des sites vallésiens ou turoliens inférieurs (Yassiören, Kayadibi) ainsi qu'à Maraghah-Ketschara, gisement réputé turolien, où il coexiste avec des spécimens plus évolués (mélange de faunes à Maraghah-Ketschara ?). Il est peu douteux que KTD soit plus ancien que KTA-KTB, donc plus ancien que Pikermi.

Orycteropus gaudryi de KTB est identique à celui de Samos où il est connu dans trois localités : Quarries 1, 4 et 5 (COLBERT, 1941). Le Q4 se situe vers la base des "Main Bone Beds" (7,5 Ma) tandis que les deux autres localités sont plus récentes, environ 6,5 Ma (WEIDMANN *et al.*, 1984 ; SEN, 1986). L'oryctérope de KTB est différent de celui du Sinap moyen (*O. pottieri* Ozansoy, 1965) et appartient probablement à une lignée différente.

Hystrix primigenia est fréquent dans les gisements turoliens de la région égéenne. Sa présence au Vallésien n'a jamais été mentionnée. Sa morphologie dentaire conservatrice et l'état fragmentaire et peu nombreux des restes n'ont pas permis de mettre en évidence des tendances évolutives. Cependant, l'examen des restes disponibles montre que sur les spécimens provenant des gisements attribués à MN 13 comme Dytiko ou Kalimanci IV, les P^4 sont plus grandes que celles de Pikermi et de KTA, tandis que les M^3 sont proportionnellement plus petites. Ces deux caractères placent les gisements à *Hystrix* de Kemiklitepe (KTA et niveau à *Hystrix*) à un niveau biochronologique antérieur à Dytiko (MN 13). La forme de Kemiklitepe est, par sa taille et sa morphologie, proche de celle de Pikermi.

Les carnivores de KTA et KTB (*Adcrocuta eximia*, *Lycyaena* sp., *Hyaenotherium wongii* et ? *Indarctos* sp.) sont compatibles avec un âge turolien. *H. wongii*, en particulier, ne diffère en aucune façon des spécimens connus en Chine et en Europe dans les niveaux MN 11 ou MN 12. *Machairodus aphanistus* est le seul carnivore de KTD. L'espèce-type provient du Vallésien d'Eppelsheim et semble se retrouver, bien que mal représentée, dans d'autres sites vallésiens. Quelques détails anatomiques comme la perte de P_2, d'un côté seulement, pourraient faire penser à une forme du Vallésien tardif ayant amorcé quelques-unes des transformations conduisant vers l'espèce turolienne *M. giganteus*.

En résumé, il semble bien que pour tous les groupes envisagés, il soit possible de séparer les deux niveaux de KTAB d'un côté et KTD de l'autre. Le dernier niveau, plus bas dans la colonne stratigraphique, contient aussi une faune plus archaïque que l'on peut situer avec une bonne probabilité au début du Turolien (MN 11). La faune du niveau supérieur rappelle celle des niveaux classiques de Pikermi et correspond certainement au Turolien moyen (MN 12).

II — PALÉOÉCOLOGIE

Diverses méthodes permettent, à partir de l'analyse de la faune, d'avancer certaines conclusions relatives aux paléoenvironnements. La diversité spécifique est un indicateur des conditions écologiques. Dans des conditions difficiles (sécheresse, froid,...) les faunes sont déséquilibrées avec un

TABLEAU I. — Listes fauniques de gisements du Miocène supérieur de la province gréco-iranienne.
Faunal list of late Miocene localities of the Greco-iranian faunal province.

Va	Vb		RZI RPL	RZO	VTK VAT VLO	PXM	DKO DTK DIT	PIK	SAM	MMR	UMR	HAL	KTA KTB	KTD
1	1	*Choerolophodon pentelicus*	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+
2	2	*Zygolophodon tapiroides*		+				+				+		
3	3	*Tetralophodon atticus*	-					+						
4	4	*Dinotherium gigonteum*						+	+		+	+		
5	5	*Chalicotherium goldfussi*			+		+							
6	6	*Ancylotherium pentelicum*						+	+		+	+	+	
7	7	*Ceratotherium neumayri*		+	+		-	+	+	+			+	+
8	8	*Dicerorhinus pikermiensis*						+	+			+		+
9	9	*Aceratherium sp.*			-			-	-					
10	10	*Chilotherium wegneri*							+					
11	11	*Chilotherium persiae*								+				+
12	12	*Chilotherium sp.*							-				-	-
13	13	*Hipparion proboscideum*		+	-				+				-	
14	14	*Hipparion mediterraneum*					+	+				+	+	+
15	15	*Hipparion brachypus*						+						
16		*Hipparion primigenium*	+											
17	16	*Hipparion matthewi*					+		+	+	+		+	+
18	17	*Hipparion periafricanum*					+							
19	18	*Hipparion proxylum*								-				
20	19	*Hipparion moldavicum*								-				
21	20	*Hipparion campbelli*									+			
22	21	*Hipparion koenigswaldi*										+		
23	22	*Hipparion theniusi*										+		
24	23	*Hipparion dietrichi*		+	+	+			+					
25	24	*Hipparion macedonicum*	+	+	+	+								
26	25	*Pliohyrax graecus*						+				+	+	-
27	26	*Microstonyx sp.*		-	-	-	-	-	-	-	-	-		
28	27	*Postpotamochoerus sp.*		-										
29	28	*Dorcatherium sp.*			-		-							
30	29	*Cervidés*					-	-	-	-		-		
31	30	*Helladotherium duvernoyi*		+		+		+	+	+		+		
32	31	*Palaeotragus rouenii*		-			+	+	+				+	+
33	32	*Palaeotragus coelophrys*	-						-	+	+			
34	33	*Samotherium sp.*												-
35	34	*Samotherium neumayri*								+	+			
36	35	*Samotherium major*			+				+					+
37		*Decennatherium sp.*	-											
38	36	*Bohlinia attica*	+		+		+	+						
39	37	*Gazella sp.*		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
40	38	*Prostrepsiceros rotundicornis*		+				+				+		
41	39	*Prostrepsiceros zitteli*		+	+	+			+					
42		*Prostrepsiceros vallesiensis*	+											
43	40	*Prostrepsiceros houtumschindleri*								+		+		
44	41	*Prostrepsiceros n. sp.*					+							
45	42	*Oioceros rothi*						+		+				
46	43	*Oioceros wegneri*							+				-	
47	44	*Oioceros atropatenus*								+	+			
48	45	*Nisidorcas planicornis*		+	+	+								
49		*Ouzocerus gracilis*	+											
50	46	*Hispanodorcas orientalis*					+							
51		*Samotragus praecursor*	+											

Va	Vb		RZI RPL	RZO	VTK VAT VLO	PXM	DKO DTK DIT	PIK	SAM	MMR	UMR	HAL	KTA KTB	KTD
52	47	*Protoryx laticeps*							+	+			+	
53	48	*Protoryx carolinae*						+						
54	49	*Protoryx parvidens*						+	+					+
55	50	*Protoryx capricornis*							+					
56	51	*Protragelaphus skouzesi*						+	+	+		-		
57	52	*Protragelaphus theodori*					+							
58	53	*Palaeoryx pallasi*						+	+			+	-	
59	54	*Tragoreas oryxoides*							+					
60	55	*Palaeoreas lindermayeri*			+	-	+	+				+		
61	56	*Palaeoreas zouavei*		+		-								
62	57	*Palaeoreas elegans*												+
63	58	*Criotherium argalioides*							+					+
64	59	*Urmintherium polaki*									+			
65		*Mesembriacerus melentisi*	+											
66	60	*Tragoportax amalthea*						+					-	
67	61	*Tragoportax rugosifrons*		+	+	+			+			+		
68	62	*Tragoportax gaudryi*					+	+		+	+			
69	63	*Hystrix prinigenin*			+		+	+				+	+	
70	64	*Orycteropus gaudryii*					-		+		+		+	
71	65	*Mesopithecus pentelicus*			-	-	-	+						
72	66	*Mesopithecus delsoni*		+						-				
73		*Ourano pithecus macedoniensis*	+											

Gisements de Macédoine (Grèce) : RZI = Ravin des Zouaves n° 1 ; RPI = Ravin de la Pluie ; RZO = Ravin des Zouaves n° 5 ; VTK, VAT et VLO = gisements de Vathylakkos (2, 1 et 3) ; PXM = Prochoma ; DKO, DTK et DIT = gisements de Dytiko (3, 1 et 2). — **Gisements de Grèce méridionale** : PIK = Pikermi (fouilles Gaudry) ; HAL = Halmyropotamos ; SAM = Samos (Quarry A). — **Gisements de Turquie** : KTA, KTB, KTD = Kemiklitepe. — **Gisements d'Iran** : MMR = Middle Maragha ; UMR = Upper Maragha.

Va et Vb = numéros attribués aux différentes espèces dans les analyses factorielles. Une croix indique la présence d'une espèce ; un tiret indique une détermination au niveau générique. Dans les listes fauniques nous n'avons pas tenu compte de deux Bovidae indéterminés signalés à Kemiklitepe qui ne permettent aucune comparaison et de *Pseudomeriones* sp., unique micromammifère.

Localities of Macedonia (Greece) : *RZI = Ravin des Zouaves n° 1 ; RPI = Ravin de la Pluie ; RZO = Ravin des Zouaves n° 5 ; VTK, VAT and VLO = localities of Vathylakkos (2, 1 and 3) ; PXM = Prochoma , DKO, DTK and DIT = localities af Dytiko (3, 1 and 2).* — Localities of Southern Greece : *PIK = Pikermi (Gaudry's excavation) ; HAL = Halmyropotamos ; SAM = Samos (Quarry A).* — Localities of Turkey : *KTA, KTB and KTD = Kemiklitepe.* — Localities of Iran : *MMR = Middle Maragha ; UMR = Upper Maragha.*

Va and Vb = numbers allocated to the different species in the factor analysis. A cross indicates a specific identification ; a hyphen indicates a generic identification. In the faunal list we did not take into account two unidentified bovids (that we cannot compare to any other locality) and the unique micromammal Pseudomeriones *sp. from KTAB.*

nombre réduit d'espèces dominantes. Des conditions plus clémentes déterminent des faunes où le nombre d'individus est mieux réparti entre les espèces. Le poids des animaux et le nombre d'espèces dans chaque catégorie de poids sont aussi sous la dépendance des facteurs environnementaux et la courbe de répartition sera aussi révélatrice d'un certain milieu (BONIS *et al.*, 1992).

1. Diversité spécifique

Les gisements de Kemiklitepe ont livré des faunes constituées exclusivement de grands mammifères. Cette sélection, due sans doute à un biais taphonomique, se retrouve dans les gisements du Miocène supérieur de Macédoine (BONIS *et al.*, 1992) ainsi que dans beaucoup de sites de cette

époque dans la province gréco-iranienne. Cette absence de la microfaune se traduit par des nombres d'espèces relativement peu élevés. Cependant, compte tenu du nombre minimum d'individus (NMI) très bas, le nombre d'espèces de KTAB est malgré tout assez important (tabl. II) puisqu'il égale celui de Dytiko (Turolien supérieur) alors que le NMI est trois fois plus faible. A KTD, pour un NMI presque identique à celui de KTAB, le nombre d'espèces est très nettement inférieur (tabl. II).

TABLEAU II. — Nombre d'espèces et nombre minimum d'individus (NMI) dans les gisements de Kemiklitepe et de Macédoine grecque.

Number of species and minimum number of individuals (MNI) from the Kemiklitepe and Greek Macedonia localities.

	KTD	KTAB	RPI	RZO	PXM	Dytiko
Nbre d'espèces	14	23	19	22	13	23
NMI	52	54	130	120	60	147

Plusieurs indices permettent de mettre en évidence la diversité spécifique à partir du NMI. Bien que celui-ci soit très bas à Kemiklitepe, nous donnerons à titre indicatif les indices de diversité comparés à ceux d'autres gisements de la province faunique gréco-iranienne. L'indice de Simpson :

$$L = \Sigma \left[\frac{n_i (n_i - 1)}{N (N - 1)} \right]$$

où ni = nombre d'individus de l'espèce i et N = nombre total d'individus, est le plus souvent donné sous la forme 1-L. Plus l'indice est proche de 1 plus la faune est équilibrée.

L'indice de Shannon-Wiene :

$$H' = -\Sigma \left[\frac{n_i}{N} . \ln \frac{n_i}{N} \right]$$

est un indice d'hétérogénéité. Il est très sensible à l'abondance des espèces rares.

L'indice de Whittaker :

$$E = \frac{S}{\left(\frac{n_{max}}{N} - \log \frac{n_{min}}{N} \right)}$$

où S est le nombre d'espèces, n. max. : NMI de l'espèce la plus abondante, n. min. : NMI de l'espèce la moins abondante est un indice d'équilibre faunique. Plus E est élevé, plus la faune est équilibrée (tabl. III).

On constate que pour Kemiklitepe, les indices calculés diffèrent entre les deux niveaux. Ceux de KTD sont contradictoires indiquant une faune tantôt équilibrée (indice de Simpson), tantôt déséquilibrée (indice de Whittaker). C'est certainement par suite du biais introduit par le faible nombre d'espèces et d'individus dans ce gisement. A KTAB, le nombre d'espèces est plus grand mais le nombre d'individus reste faible ; les indices sont moins contradictoires mais, comme pour KTD, l'interprétation reste difficile.

TABLEAU III. — Indices de diversité faunique des gisements de Kemiklitepe et de Macédoine grecque.

Diversity faunal indices of Kemiklitepe and Greek Macedonia localities.

	N	S	1-L	H'	E
KTD	52	14	0,918	2,44	6,34
KTAB	54	23	0,9312	2,96	11,8
RPl	130	19	0,808	2,42	11,7
RZO	120	22	0,854	2,40	13,6
PXM	60	13	0,810	1,93	9,7
Ditiko	147	23	0,912	2,60	15,70
Pikermi	216	32	0,920	2,93	20,2

N = nombre minimum d'individus (NMI) ; S = nombre d'espèces ; L = indice de Simpson ; H' = indice de Shannon-Wiener ; E = indice de Whittaker.

N = minimum number of individuals (MNI) ; S = number of species ; L = Simpson's index ; H' = Shannon-Wiener's index ; E = Whittaker's index.

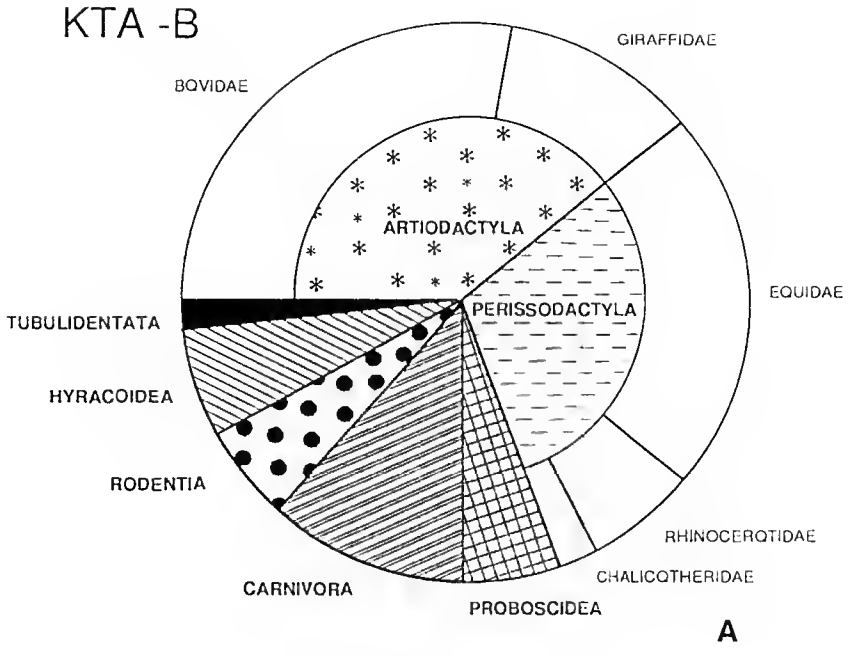
2. Composition des assemblages fauniques

Parmi les mammifères retrouvés à Kemiklitepe, si l'on prend en compte le NMI, les artiodactyles forment le groupe le plus abondant, très nettement à KTD (59%), moins nettement à KTAB (39%). Il s'agit uniquement de Bovidae et de Giraffidae. L'absence des autres familles d'artiodactyles (Suidae, Tragulidae, Cervidae) n'est sans doute pas significative et doit provenir, au moins pour les Suidae et peut-être les Tragulidae, du faible nombre de spécimens. L'importance des Giraffidae dans ces deux faunes est également surprenante (fig. 1a et b). Les perissodactyles représentent 28% à KTD et 30% à KTAB. A KTD le pourcentage de Rhinocerotidae (17%) est plus élevé que celui d'*Hipparion* (11%) alors que c'est très généralement l'inverse. Les carnivores sont relativement abondants à KTAB.

3. Cénogramme

Celui-ci représente une analyse pondérale de la faune (VALVERDE, 1964, 1967 ; LEGENDRE, 1988). Sur un graphique bidimensionnel, les espèces sont classées une à une par ordre de poids décroissants sur l'axe des abscisses, les logarithmes des poids figurant en ordonnées. Pour les formes fossiles, les poids sont calculés à partir de la surface occlusale de la première molaire inférieure (LEGENDRE, 1988). L'allure de la courbe obtenue varie en fonction des biotopes occupés par cette faune. Par comparaison avec des faunes actuelles, il est possible de déduire les environnements correspondant aux faunes fossiles. Cette méthode est appliquée seulement aux sites de KTAB, le nombre d'espèces présentes à KTD étant insuffisant.

Le cénogramme de la faune de KTAB (fig. 2) montre deux ruptures individualisant trois groupes. Le premier qui comprend des animaux de très grande taille (poids supérieur à 2000 kg), est suivi d'une lacune traduisant l'absence de mammifères de poids situés entre 2000 et 450 kg. La plupart des espèces de KTAB ont des poids qui s'étagent entre 450 et 16 kg sans discontinuité avant une nouvelle lacune, sans doute amplifiée quelque peu par l'extrême rareté des micro-mammifères, une seule espèce ayant un poids inférieur à 500 g. On remarque que les pentes correspondant respectivement aux espèces de grande taille et de taille moyenne sont assez proches. Replacé dans la nature actuelle, un tel schéma correspondrait à une faune de savane arborée en milieu relativement humide.



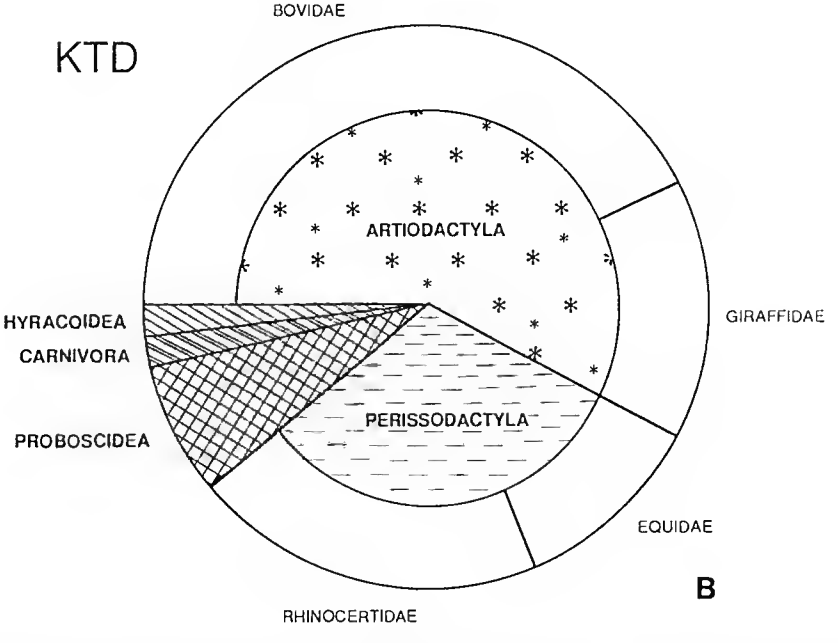


FIG. 1. — Composition de la faune de mammifères des gisements de Kemiklitepe. a : gisements de KTAB ; b : gisement de KTD.

Mammalian faunal composition of the fossiliferous localities of Kemiklitepe. a : localities of KTAB ; b : locality of KTD.

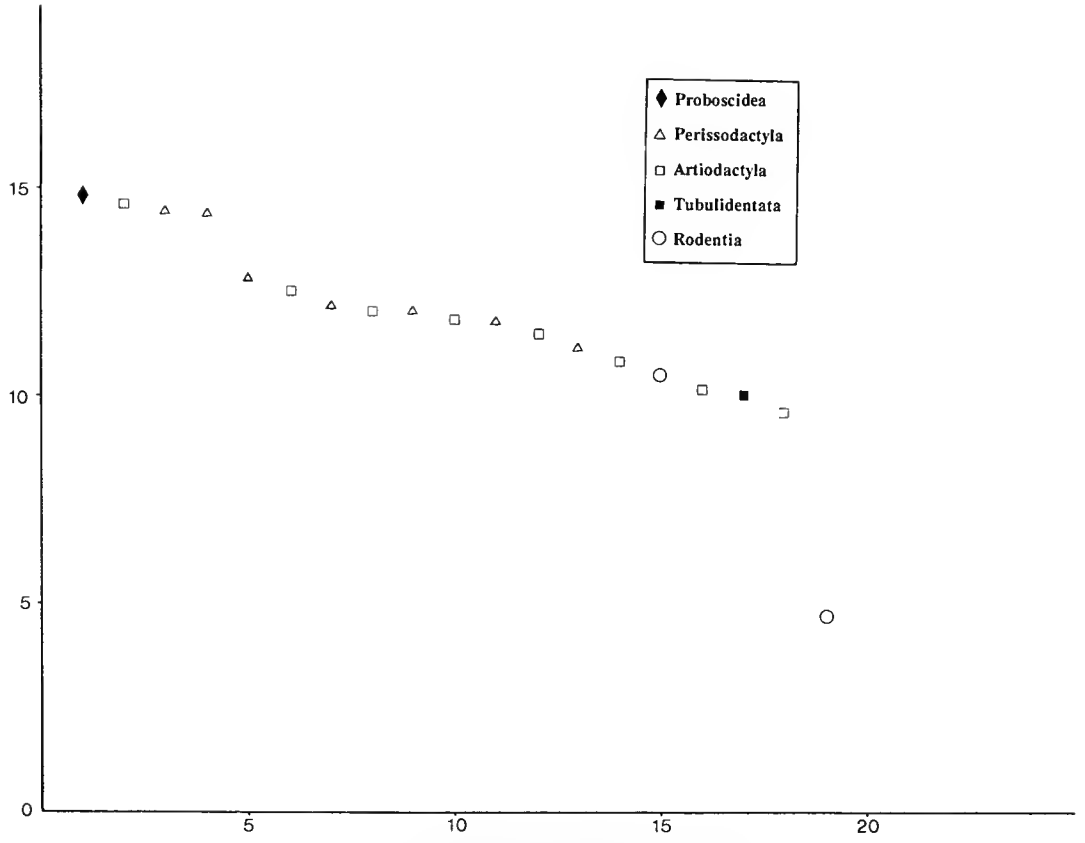


FIG. 2. — Cénogramme de la faune de KTAB.

Cenogram of the KTAB fauna.

III — RELATIONS BIOGÉOGRAPHIQUES

Les gisements de Kemiklitepe étaient situés, au Miocène supérieur, à l'intérieur d'une province faunique qui, à partir de l'emplacement actuel de la Yougoslavie, s'étendait jusqu'à l'Iran et sans doute l'Afghanistan. Une comparaison des sites turcs à d'autres sites va nous permettre de préciser les relations entre les divers gisements de cette province.

1. Les indices fauniques

Ces indices reposent sur le nombre de taxons communs ou propres à chaque liste faunique. Nous avons utilisé l'indice de similitude de Simpson :

$$S = \frac{\text{nombre de taxons communs}}{\text{nombre de taxons dans la liste la plus courte}} . 100$$

et l'indice de distance de Pickford :

$$P = \frac{\text{produit du nombre de taxons propres à chaque site}}{\text{produit du nombre de taxons dans chaque site}} . 100$$

S = 0 et P = 100 s'il n'y a aucun taxon commun, S = 100 et P = 0 si tous les taxons d'un site sont également présents dans l'autre. Ces deux indices ont été calculés au niveau générique et spécifique (tabl. IV). Dans ce dernier cas, seuls les taxons déterminés jusqu'au niveau spécifique dans les deux sites considérés ont été décomptés. Les tableaux représentant les distances ou les similitudes avec chacun des gisements ont été soumis à une analyse en composantes principales. Les résultats varient en fonction des indices et de la catégorie taxonomique considérée, mais, dans l'ensemble, KTA est toujours proche de KTD, surtout au niveau générique, où ces deux gisements sont assez isolés. Ces deux sites sont toujours éloignés des gisements de Macédoine, RPI d'une part, le groupe VTK-.

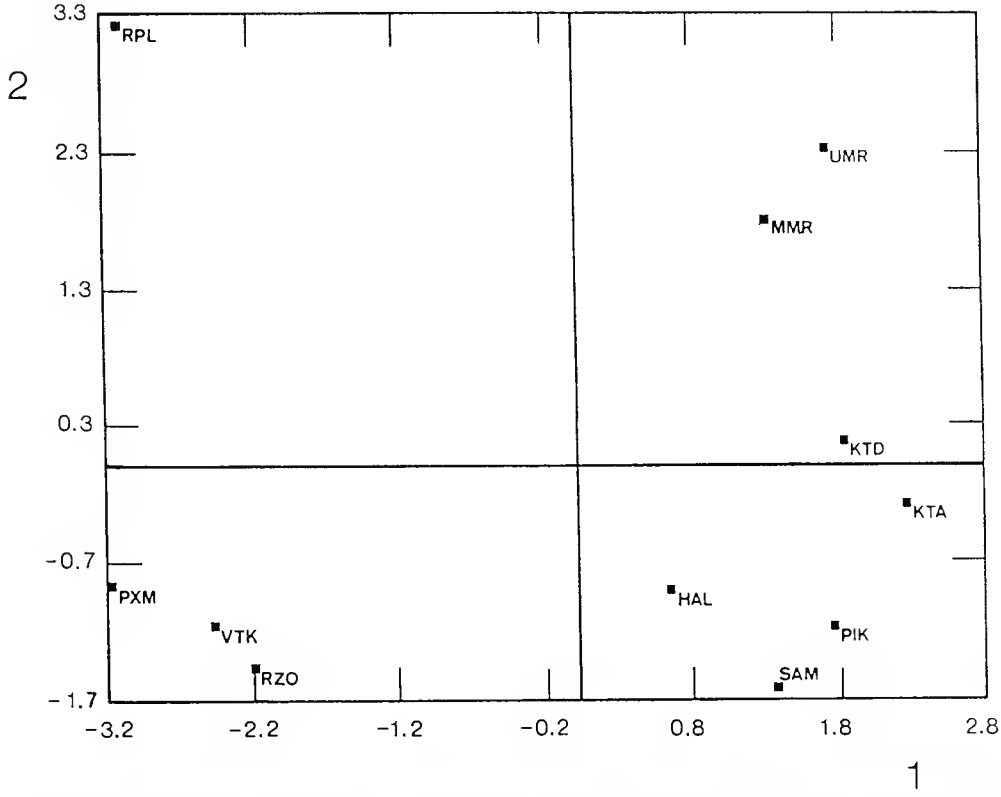


FIG. 3. — Analyse en composantes principales sur la matrice des indices de distance de Simpson. Projection des gisements sur le plan défini par les deux premiers axes factoriels (programme Stratigraphics).

Principal component analysis on the Simpson's faunal distance indices. Place of the localities on the plan of the factors 1 and 2 (program Stratigraphics).

TABLEAU IV. — Indices fauniques. A gauche, indices calculés au niveau de l'espèce, à droite au niveau du genre. — *Faunal indices. Left = indices from the species ; right = indices from the genera.*

4a > indice de similitude de Simpson — *4a > Simpson's index of similarity.*

	RPI		RZO		VTK		PXM		DKO		PIK		SAM		MMR		UMR		HAL		KTA-B		KTD	
RPL	100	100	18	36	25	36	17	27	17	45	18	45	9	36	9	36	9	27	0	18	8	27	8	27
RZO			100	100	47	67	64	83	8	73	36	87	50	67	21	73	6	50	27	53	15	36	12	50
VTK					100	100	67	83	38	75	36	80	40	60	12	50	6	58	19	44	29	43	12	50
PXM							100	100	11	75	22	75	50	67	17	67	10	42	20	67	8	42	8	33
DKO									100	100	47	78	20	56	20	62	30	58	18	53	42	50	36	50
PIK											100	100	42	78	37	81	36	67	69	100	58	79	55	67
SAM													100	100	40	81	50	80	40	71	67	79	64	75
MMR															100	100	64	67	13	50	29	57	25	58
UMR																	100	100	18	44	33	50	17	42
HAL																			100	100	31	50	18	42
KTA-B																					100	100	50	75
KTD																							100	100

4b > indice de distance de Pickford. — *4b > Pickford's index of distance.*

	RPI		RZO		VTK		PXM		DKO		PIK		SAM		MMR		UMR		HAL		KTA-B		KTD	
RPL	0	0	72	47	62	47	71	55	67	39	76	22	79	53	86	48	83	55	100	72	86	57	85	55
RZO			0	0	28	11	19	6	86	10	51	6	36	23	63	8	85	30	56	25	74	43	72	30
VTK					0	0	18	6	41	8	51	10	46	24	77	25	85	23	68	33	55	36	74	31
PXM							0	0	83	12	71	16	40	22	74	17	82	34	70	18	85	37	85	44
DKO									0	0	37	10	70	25	65	17	58	25	68	24	41	31	49	33
PIK											0	0	35	6	47	9	54	23	17	0	30	12	35	23
SAM													0	0	46	8	40	9	47	14	23	11	27	15
MMR															0	0	21	17	76	26	56	21	62	23
UMR																	0	0	73	33	48	24	69	40
HAL																			0	0	54	28	73	33
KTA-B																					0	0	29	9
KTD																							0	0

PXM-RZO de l'autre auquel s'adjoint DKO au niveau générique. Si on exclut de l'analyse ce dernier site, dont la position est assez fluctuante, les gisements turoliens s'ordonnent suivant leur situation géographique : Macédoine - Grèce méridionale et Samos - Kemiklitepe - Maragha.

2. Analyses factorielles et classification hiérarchique

Les liens entre les listes fauniques de Kemiklitepe et des autres gisements du Miocène supérieur de Méditerranée orientale apparaissent au travers d'une analyse factorielle des correspondances (AFC). Le tableau des données représente la liste des gisements en tête de ligne, chaque espèce figurant dans une colonne. Les variables valent 2 lorsque l'espèce envisagée est présente dans un gisement et 0 si elle est absente, la valeur 1 étant réservée à la présence d'un genre non identifié au niveau spécifique.

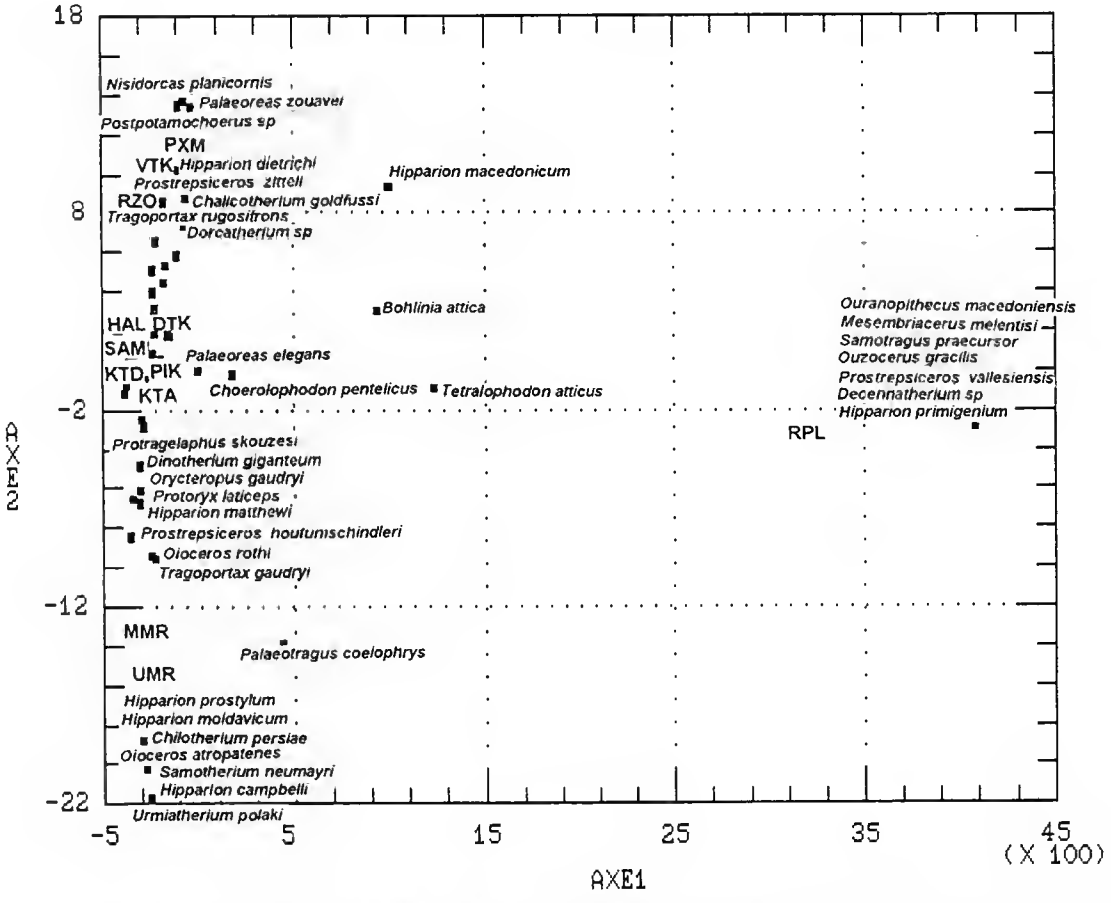


FIG. 4. — Analyse factorielle des correspondances. Matrice correspondant à la liste d'espèces du tableau I. Plan défini par les deux premiers axes factoriels. Voir légende du tableau I. Les numéros des variables correspondent à la liste Va (programme ANCORR, bibliothèque ADDAD).

Correspondence factor analysis. Matrix from the faunal list of table I. Plan of the two first factors. See caption of table I. The variate numbers are into the list number Va (program ANCORR, ADDAD library).

Une première analyse incluant le site du Ravin de la Pluie (Macédoine) a pour résultat principal de montrer l'originalité de ce gisement par rapport à tous les autres (fig. 4). Sur le plan défini par les deux premiers axes factoriels, cette station se détache sur le côté positif du premier axe. Malgré un poids relativement faible, 56 contre 53 au minimum (KTD) à 138 (Samos ou Pikermi), la grande distance au centre de gravité, 3382 contre 7 à 351 pour les autres sites, lui confère une inertie élevée. Cette différence importante, qui distingue le Ravin de la Pluie, s'explique probablement par l'âge vallésien de ce gisement, nettement plus ancien que les autres sites. En effet, les différences entre les listes fauniques ressortissent à la position géographique des gisements, à la paléoécologie mais aussi,

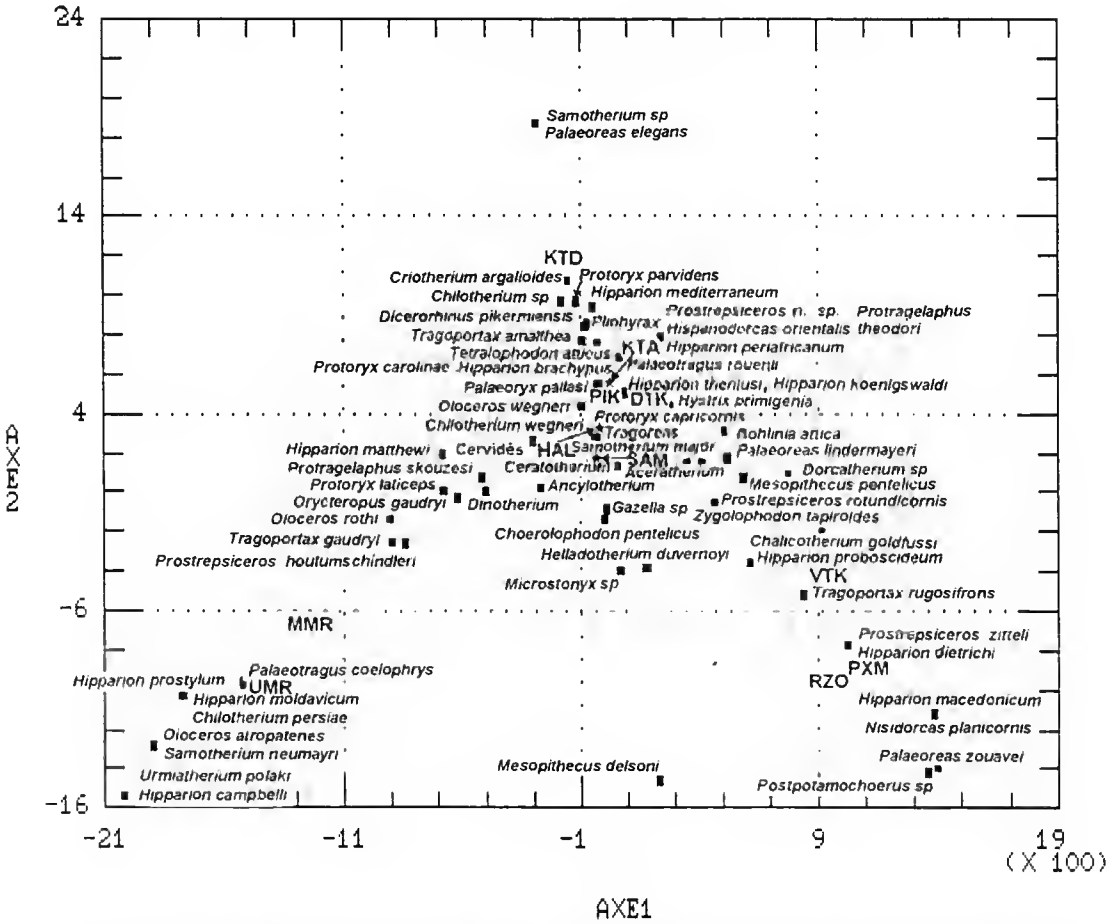


FIG. 5. — Analyse factorielle des correspondances. Matrice correspondant à la liste d'espèces du tableau 1. Plan défini par les deux premiers axes factoriels. Voir légende du tableau 1. Les numéros des variables correspondent à la liste Vb (programme ANCORR, bibliothèque ADDAD). Analyse effectuée sans le site du Ravin de la Pluie (RPI).

Correspondence factor analysis. Matrix from the faunal list of table 1. Plan of the two first factors. See caption of table 1. The variate numbers are into the list number Vb (program ANCORR, ADDAD library). Analysis without the faunal list of the locality of Ravin de la Pluie (RPI).

bien évidemment, à leur ancienneté relative. Dans certain cas cette dernière peut s'exprimer avec une telle intensité qu'elle traduit la plus grande partie de la variance totale et minore les autres résultats de l'analyse. De ce fait nous avons décidé de procéder à une autre analyse en excluant cette fois le Ravin de la Pluie. Dans ce cas, la position des gisements et des variables sur les deux premiers axes factoriels (fig. 5) montre une allure bien différente. Les points se répartissent selon une parabole qui caractérise l'effet Guttman (STOUFFER *et al.*, 1990 ; ESCOFFIER, 1973 ; ESCOFFIER et PAGES, 1990). Ce dernier se manifeste lorsque le deuxième facteur est une fonction polynome du second degré du premier facteur (ESCOFFIER, 1973 ; ESCOFFIER et PAGES, 1990). Le premier facteur sépare les sujets extrêmes des sujets moyens mais le second facteur précise les relations des extrêmes en montrant que, s'ils se séparent des valeurs moyennes, ils sont rapprochés par les valeurs nulles qui les éloignent de ces mêmes valeurs moyennes. Dans le cas d'un effet Guttman, les sujets et les variables peuvent être réordonnés de manière à exprimer le passage progressif d'un extrême à l'autre. Le tableau des données représente alors une diagonale allant de gauche à droite et de haut en bas, figure appelée scalogramme, qui contient les valeurs positives alors que les valeurs nulles sont situées dans les coins opposés du tableau (tabl. V). Bien que le scalogramme obtenu ici soit imparfait, on constate que le reclassement place les gisements les uns à la suite des autres à partir de l'Iran (Maragha) en passant par la Turquie (Kemiklitepe), Samos et la Grèce du sud pour arriver à la Macédoine. Le passage régulier d'une région à l'autre par modification progressive de la composition faunique montre que les sites de Macédoine sont plus proches de ceux de Grèce méridionale que de Samos ou des gisements turcs. Ceci pourrait indiquer l'absence, ou la difficulté, de relations directes, entre la Grèce du nord et l'Asie Mineure, malgré une relative proximité géographique. Le tableau V montre quelles sont les espèces présentes seulement en Iran, celles caractérisant plutôt la région qui va de l'Asie Mineure à la Grèce du Sud ou celles que l'on rencontre en Macédoine. Une classification hiérarchique complète cette étude biogéographique (fig. 6). On retrouve sur l'arbre hiérarchique un ensemble particulier formé par les gisements d'Iran, puis un autre comprenant Samos et les sites de Kemiklitepe suivi du groupe Pikermi-Halmyropotamos, de Dytiko et enfin des trois autres stations de Macédoine.

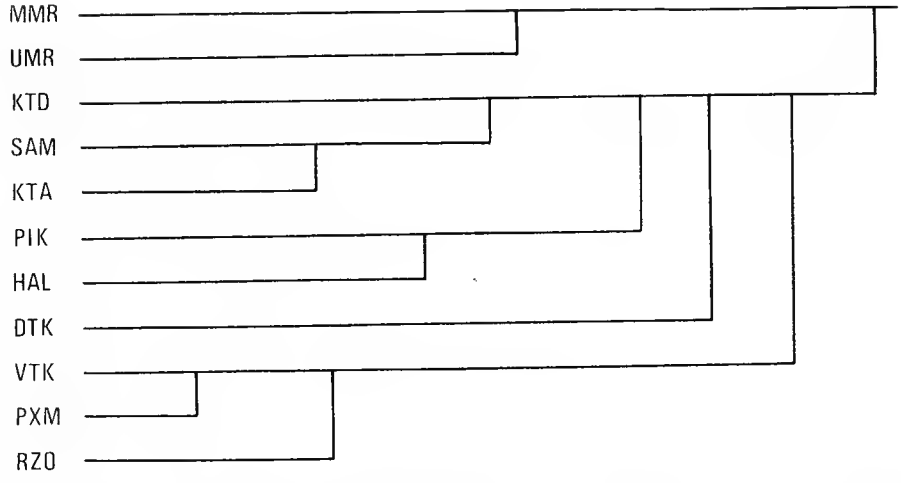


FIG. 6. — Classification hiérarchique ascendante à partir de la matrice correspondant à la liste d'espèces du tableau I (Vb) (programme CAHVOR, bibliothèque ADDAD).

Ascending hierarchic classification from the matrix of the faunal list of table I (Vb) (programm CAHVOR, ADDAD library).

TABLEAU V. — Scalogramme établi d'après les résultats de l'analyse des correspondances de la figure 5 (programme RECOORD, bibliothèque ADDAD). 1. indique une détermination générique ; 2. indique une détermination spécifique.

Scalogram from the results of the figure number 5 (correspondence factor analysis) (program RECOORD, ADDAD library). 1. indicates a generic identification ; 2. indicates a specific identification.

Vb	2 5 4 4 1 1 3 4 6 4 1 4 6 5 0 2 3 5 0 1 5 4 4 6 2 0 1 5 5 1 0 1 4 5 0 3 0 3 2 2 2 3 6 4 5 4 1 6 3 0 0 3 3 5 6 1 2 6 0 3 2 2 4 2 5
	0 9 4 4 9 8 1 2 2 2 0 6 7 4 1 4 9 3 7 6 2 8 9 3 0 5 8 4 4 0 0 3 5 8 3 1 7 7 1 6 1 2 1 2 6 6 2 1 7 3 5 9 2 8 6 5 5 3 8 1 5 9 3 7 5 4 6
UMR	2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 1 1 1
MMR	2 2 1 1 2 2 2 2 2 2 2 2 1 2 1 2 1 2
KTD	2 1 2 1 2 2 1 2 1 2 2
KTA	2 2 2 2 1 1 1 2 2 1 2 1 2 2 2 2 1
SAM	1 2 2 2 2 1 2 1 2 2 2 2 2 2 2 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 2 2
PIK	2 2 2 2 1 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 2 2 2
HAL	2 1 2 1 2 2 2 2 2 1 1 2 2 2 2 2 2 2 2
DTK	2 2 1 1 2 2 1 1 2 1 2 2 2 2 2 2 2 1 1 2
VTX	2 1 2 1 2 2 1 2 2 1 1 1 2 2 2 2 2 2
RZO	2 1 2 1 1 2 2 2 2 2 2 2 1 2 2 2
PXM	2 1 1 2 1 1 2 1 2 2 2 2 1

Redistribution des gisements et des variables (espèces et genres) selon les données du tableau I (programme RECOORD, bibliothèque ADDAD). Pour les légendes voir le tableau I. Lire les nombres correspondant aux espèces et aux genres de haut en bas.

Re-allocation of the localities and the variates (species and genera) from the date of the table I (programm RECOORD), ADDAD library). For the caption see table I. Let's read the numbers corresponding to species and genera from top to bottom.

CONCLUSION

Les mammifères des sites de Kemiklitepe permettent de dater les séries qui les renferment du Miocène supérieur et plus précisément du Turolien inférieur et moyen (MN 11 et MN 12). La présence dans une même localité de deux niveaux fossilifères conduit à penser, par comparaison, qu'il pourrait bien en être de même pour d'autres localités de Turquie. La composition de ces faunes apporte quelques données relatives au paléoenvironnement. Ainsi le niveau supérieur (KTA et KTB) pourrait correspondre à un milieu de savane relativement humide. Les faunes de Kemiklitepe appartiennent à la province faunique dite gréco-iranienne qui s'étendait au Miocène supérieur de la région de Titov Veles jusqu'à l'Iran et sans doute l'Afghanistan. Dans cette province, les relations des faunes turques paraissent avoir été plus faciles avec la Grèce du Sud qu'avec la Grèce du Nord, ce qui pourrait indiquer qu'à cette époque la Para-Téthys a pu constituer une barrière plus au moins étanche pour les faunes continentales.

Nous remercions les Dr. P. ANDREWS et J. MORALES pour leurs avis éclairés sur le manuscrit. Ce dernier a été préparé par G. FLORENT.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BECKEN-PLATEN, J. D., O. SICKENBERG & H. TOBIEN, 1975. — Vertebrater localfaunen der Turkei. *In* : O. SICKENBERG, Gliederung des höheren Jungtertiärs und Altquartärs in der Turkei nach Vertebraten und ihre Bedentung für die internationale Neogen-Stratigraphie. *Geol. Jahrb.*, B : 47-100.

BONIS, L. DE, G. BOUVRAIN, D. GERAADS & G. KOUFOS, 1992. — Diversity and paleoecology of Greek late Miocene mammalian faunas. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **91** : 99-121.

BOSSCHA-ERDBRINK, D. P., 1988. — *Protoryx* from three localities east of Maragha, N.W. Iran. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet.*, B, **91** (2) : 101-159.

COLBERT, E. H., 1941. — A study of *Orycteropus gaudryi* from the island of Samos. *Bull. am. Mus. nat. Hist.*, **78** : 305-351.

CRUSAFONT-PAIRO, M., 1957. — Los Girafidas fosiles de Esme (Anatolia). *Curs. Conf.*, **4** : 80-81.

ESCOFFIER, B., 1973. — Recherche d'un scalogramme par l'analyse factorielle. *In* : J. P. BENZECRI, L'analyse des données. 2. L'analyse des correspondance. Dunod, Paris : 323-325.

ESCOFFIER, B., & J. PAGES, 1992. — Analyses factorielles simples et multiples. Objectifs, méthodes et interprétations. 2e éd., Dunod, Paris, 267 p.

HEISSIG, K., 1975. — Rhinocerotidae aus dem Jungtertiärs Anatoliens. *In* : SICKENBERG *et al.*, Die Gliederung des höheren Jungtertiärs und Altquartärs in der Türkei nach Vertebraten und ihre Bedeutung für die Internationale Neogen-Stratigraphie. *Geol. Jahrb.*, **15** : 145-151.

LEGENDRE, S., 1988. — Les communautés de mammifères du Paléogène (Eocène supérieur et Oligocène) d'Europe occidentale : structure, milieu et évolution. Thèse, Univ. Montpellier : 118 p.

OZANSOY, F., 1965. — Etude des gisements continentaux et des mammifères du Cénozoïque de Turquie. *Mém. Soc. géol. Fr.*, **102** : 1-92.

SEN, S., 1986. — Contribution à la magnétostratigraphie et à la paléontologie des formations continentales néogènes du pourtour méditerranéen. Implications biochronologiques et paléobiologiques. Thèse de doctorat d'état, Université de Paris VI : 209 p.

SIMPSON, E. H., 1949. — Measurement of diversity. *Nature*, **163** : 688.

STOUFFER, S. A., L. GUTTMAN, E. A. SUCHMANN, P. F. LAZARSFELD, S. A. STAR & J. A. CLAUSEN, 1950. — Measurement and prediction, 4 (3, 4, 5). Princeton Univ. Press : 60-171.

TUNA, V., 1985. — Kemiklitepe (Usak, Esme) Omurgali faunasi Hipparionlarinda odontolojik degisimler. *Türk. Jeol. Kur. Bült.*, C, **28** : 47-54.

VALVERDE, J. A., 1964. — Remarques sur la structure et l'évolution des communautés de vertébrés terrestres. *Terre Vie*, **111** : 121-154.

— 1967. — Estructura de una communidad de vertebrados terrestres. *Monogr. Estud. Biol. Donana*, **1** : 1-129.

WEIDMAN, M., N. SOLOUNIAS, R. E. DRAKE & G. H. CURTIS, 1984. — Neogene stratigraphy of the eastern Basin, Samos island, Greece. *Geobios*, Lyon, **17** (4) : 477-490.

WHITTAKER, R. H., 1972. — Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, **21** : 213-251.

YALÇINLAR, L., 1946. — Une faune de vertébrés miocènes aux environs d'Esme (Turquie, vallée de Méandre supérieur). *Rev. Fac. Sci. Istamboul*, B, **11** (2) : 124-130.

Achevé d'imprimer le 30 juin 1994.

Le Bulletin des 3e et 4e trimestres de l'année 1993 a été diffusé le 24 décembre 1993.

IMPRIMERIE F. PAILLART, B.P. 109, 80103 ABBEVILLE — (D. 8930)
DÉPÔT LÉGAL : 2e TRIMESTRE 1994.

Recommandations aux auteurs

Les articles doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la premiere page). Joindre, si possible, la disquette avec le nom du logiciel utilisé.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage (en entier), revue abrégée selon la *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et illustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du Bulletin : 14,5 cm × 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'imprimeur.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935. A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimique. (Format in-4°.)

Dernières parutions dans la série C

T. 43 — Recherches océanographiques dans l'Océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris, 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig., pl.

T. 44 — Gayet (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. 1980, 151 p., fig., 29 pl.

T. 45 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Bivalves du Redonicn (Pliocène atlantique de France). Signification stratigraphique et paléobiogéographique. 1981, 175 p., fig., 16 pl.

T. 46 — Fröhlich (François). — Les silicates dans l'environnement pélagique de l'océan Indien au Cénozoïque. 1981, 208 p., fig., pl.

T. 47 — Loreau (Jean-Paul). — Sédiments argonitiques et leur genèse. 1982, 314 p., fig., pl.

T. 48 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Astaridae (Bivalvia) du Redonien (Pliocène atlantique de France). Systématique, biostratigraphie, biogéographie. 1982, 118 p., fig., 16 pl.

T. 49 — Colloque sur le Turonien. (Entretiens du Muséum, Paris, 26-27 octobre 1981.) 1982, 240 p., 61 fig., 8 tabl., 4 pl.

T. 50 — Rouchy (Jean-Marie). — La genèse des évaporites messiniennes de Méditerranée. 1982, 267 p. 72 fig., 18 pl.

T. 51. — Gayet (Mireille). — *Ramallichthys* Gayet du Cénomanien inférieur marin de Ramallah (Judée). Une introduction aux relations phylogénétiques des Ostariophysi. 1986, 119 p., 53 fig.

T. 52 — Russell (D. E.) et Zhai Ren-Jie. — The paleogene of Asia : Mammals and stratigraphy. 1987, 490 p., 232 cartes, croquis et coupes stratigraphiques.

T. 53 — Russell (D. E.), Santoro (J. P.) et Sigogneau-Russell (D.). — Teeth revisited : Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology. 1988, 470 p., tabl. et illustr

T. 54. — Véran (M.). — Les éléments accessoires de l'arc hyoïdien des poissons téléostomes (Acanthodiens et Osteichthyens) fossiles et actuels. 1988, 113 p., 38 fig., 6 tabl., 7 pl. phot.

T. 55. — Busson (G.) (Coordonné par). — Évaporites et Hydrocarbures. 1988, 138 p., 50 fig., 5 tabl.

T. 56. — Saint-Martin, J.-P. — Les formations récifales coralliennes du Miocène supérieur d'Algérie et du Maroc. 1990, 366 p., 160 fig., 32 tabl., 10 pl. phot.

Réimpression

T. 10. - Roger (J.). — Buffon, « Les Époques de la nature ». Édition critique. 1988, 495 p. (1ère édit., 1962).

Ouvrages disponibles :

— *au Service de vente des Publications du Muséum 57, rue Cuvier, 75005 Paris* (vente en France et Dom-Tom)
— *à Universal Book Services P.O. Box 321, 2300 AH Leiden, The Netherlands* (vente à l'étranger)

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.